



**UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

Stéphanie Menezes Rocha

**EFEITOS DA SUCESSÃO ECOLÓGICA NA ESTRUTURAÇÃO DE
TAXOCENOSES DE LAGARTOS EM ÁREAS DE CAATINGA**

**João Pessoa – PB
2018**

UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Stéphanie Menezes Rocha

**EFEITOS DA SUCESSÃO ECOLÓGICA NA ESTRUTURAÇÃO DE
TAXOCENOSES DE LAGARTOS EM ÁREAS DE CAATINGA**

Orientador: Prof. Dr. Daniel Oliveira Mesquita

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) da Universidade Federal da Paraíba, Campus I, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Doutora em Ciências Biológicas.

**João Pessoa – PB
2018**

Catálogo na publicação
Seção de Catalogação e Classificação

R672e Rocha, Stéphanie Menezes.

Efeitos da sucessão ecológica na estruturação de
taxocenoses de lagartos em áreas de caatinga /
Stéphanie Menezes Rocha. - João Pessoa, 2018.
127 f.

Orientação: Daniel Oliveira Mesquita.
Tese (Doutorado) - UFPB/CCEN.

1. Ciências biológicas. 2. Nicho espacial. 3. Nicho
alimentar. 4. Morfometria. 5. Estrutura filogenética.
6. Floresta Tropical Sazonalmente Seca (FTSS). I.
Mesquita, Daniel Oliveira. II. Título.

UFPB/BC

CDU 573(043)

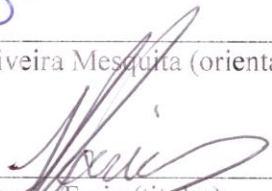
Ata da 105ª Apresentação e Banca de Defesa
de Doutorado de Stéphanie Menezes Rocha

Ao(s) dezesseis dias do mês de fevereiro de dois mil e dezoito, às 08:00 horas, no(a) Sala do PPGCB, da Universidade Federal da Paraíba, reuniram-se, em caráter de solenidade pública, membros da banca examinadora para avaliar a tese de doutorado de **Stéphanie Menezes Rocha**, candidato(a) ao grau de Doutor em Ciências Biológicas. A banca foi composta pelos seguintes professores/pesquisadores: **Dr. Daniel Oliveira Mesquita (orientador)**, **Dr. Renato Gomes Faria (titular)**, **Dr. Geraldo Jorge Barbosa de Moura (titular)**, **Dr. Pedro Murilo Sales Nunes (titular)** e **Dr. Frederico Gustavo Rodrigues França (titular)**. Compareceram à solenidade, além do(a) candidato(a) e membros da banca examinadora, alunos e professores do PPGCB. Dando início à sessão, a coordenação fez a abertura dos trabalhos, apresentando o(a) discente e os membros da banca. Foi passada a palavra para o(a) orientador(a), para que assumisse a posição de presidente da sessão. A partir de então, o(a) presidente, após declarar o objeto da solenidade, concedeu a palavra a **Stéphanie Menezes Rocha**, para que dissertasse, oral e sucintamente, a respeito de seu trabalho intitulado "**Efeitos da sucessão ecológica na estruturação de taxocenoses de lagartos em áreas de Caatinga**". Passando então a discorrer sobre o aludido tema, dentro do prazo legal, o(a) candidato(a) foi a seguir arguido(a) pelos examinadores na forma regimental. Em seguida, passou a Comissão, em caráter secreto, a proceder à avaliação e julgamento do trabalho, concluindo por atribuir-lhe o conceito APROVADO.
Perante a aprovação, declarou-se o(a) candidato(a) legalmente habilitado(a) a receber o grau de **Doutor em Ciências Biológicas**, área de concentração **Zoologia**. Nada mais havendo a tratar eu, **Dr. Daniel Oliveira Mesquita**, como presidente, lavrei a presente ata que, lida e aprovada, assino juntamente com os demais membros da banca examinadora.

João Pessoa, 16/02/2018.



Dr. Daniel Oliveira Mesquita (orientador)



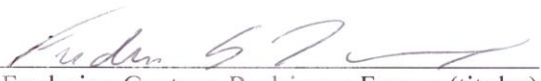
Dr. Renato Gomes Faria (titular)



Dr. Geraldo Jorge Barbosa de Moura (titular)

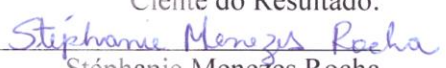


Dr. Pedro Murilo Sales Nunes (titular)



Dr. Frederico Gustavo Rodrigues França (titular)

Ciente do Resultado:



Stéphanie Menezes Rocha

*Dedico este trabalho
a minha avó Henilma que hoje intercede
por mim mais próximo a Deus. A ti,
“minha mainha”, todo o meu amor
e saudade que pode existir.*

AGRADECIMENTOS

Um doutorado dura em média quatro anos, então já pode imaginar quantas pessoas fizeram parte dessa jornada comigo. Desde já, meu muito obrigada a todos e não se sinta menos importante se por acaso esqueci de você!!

A minha mãe, Terezinha, mulher guerreira que criou e educou dois filhos sozinha. Obrigada por sempre buscar o melhor para nós! Amo-te!!

Ao meu pai, Expedito, por sempre apoiar as minhas decisões.

Ao meu irmão, Victor, companheiro de uma vida, e a minha cunhada Mayana que neste último momento me deram o melhor presente de todos: minha pequena e doce Laurinha, ainda na barriga da mamãe.

As minhas irmãs, Clarice e Patrícia. Vocês são muito especiais e ocupam um lugar todo especial no meu coração. Obrigada por nossas conversas e momentos de descontração.

A Cristiano e Janusia por sempre, sempre mesmo, estarem dispostos a me ajudar. Só nós sabemos por tudo o que passamos para chegar até aqui. Foi muito cansaço, suor e dor, porém muito maior foram as alegrias ao longo desses anos. Vocês são merecedores desta conquista tanto quanto eu. Uma vida será pouco para agradecer tudo o que fizeram.

A Crizanto, Evelyn e João Lucas, família linda e amada. Obrigada por mesmo de longe sempre me socorrem e participarem das minhas vitórias. A Cristina (minha avó do coração), Fernanda (madrinha linda) e Stephane (SP2) por sempre torcerem por mim. Ao grupo “Too”, Alice, Dione e Cristiano, por fazerem inesquecíveis os meus domingos em Aracaju e serem donos das minhas melhores gargalhadas. A Monique, Milena e Khalil, amigos desde o ensino médio, pelas conversas engrandecedoras. À família Hide Farias por ser a minha segunda família desde que nasci.

A Douglas, primeiro amigo que fiz em João Pessoa e com quem dividi o primeiro apartamento em que morei na cidade. Muito obrigada por ser o melhor guia turístico e me orientar quando não sabia como chegar a algum lugar.

Aos amigos da segunda morada, Izabel, Thomas, Diego e, no finalzinho, Augusto. As encrencas foram infinitas, mas as faxinas nunca mais serão as mesmas sem a gente reunido.

Aos “brocos” mais lindos do meu coração: Laura, Rudá e Theozinho. Obrigada por me emprestarem um pouquinho da família de vocês. Como fui e sou feliz quando estão por perto. Mandem um abraço bem grande para todos da Granja Pitumirim.

Às Paróquias Menino Jesus de Praga (Bancários) e Jesus Ressuscitado (Anatólia) pela acolhida e amor fraterno. Ao Pe. Samuel, inicialmente pároco e depois amigo/irmão, e a Dona Chiquinha pelas boas conversas e almoços inesperados.

Como verá na minha metodologia, estabeleci três “bases” para a minha pesquisa. Foram mais de seis meses em campo! Porém, nesse tempo fui acolhida e auxiliada por muitas pessoas, na sua maioria desconhecidas, mas que ao final do trabalho se tornaram grandes amigos para vida.

À família da Fazenda Jerimum (Poço Redondo/SE), antes desconhecida, hoje minha família! A Noélia, mais uma mãe que ganhei nessas idas ao sertão, como foi bom se sentir amparada quando pela primeira vez me vi sozinha num lugar desconhecido, sem saber se daria conta do trabalho e tendo a certeza que não sairia dali com menos de um mês. Você nunca mediu esforços para me ajudar, muito obrigada!! A Adrianinha, irmã do coração e a “Tonha” mais queridinha que conheço, apesar de tentar se fazer de chata. A Aluísio, Arlindo, Assis e, novamente, Noélia e Adriana por todo auxílio na colocação das armadilhas, revisões e salvamentos dos inúmeros apertos em que me meti. Vocês foram demais!!! A Iolanda, Delfina e Palmira, pelos cuidados e atenção. Cada uma com suas particularidades, formam um trio perfeito de tias. A Cibeles, Marcelo, Bebel, Chico, Deninho, Gustavo, Davi e Vitorinha pelas boas risadas.

Também passei pelo Assentamento Quilombola de Mocambo (Porta da Folha/SE), local de pessoas fortes e com uma história de luta digna de filme. Ao coordenador do assentamento, Chiquinho, pela permissão para a realização do trabalho. A Kessinho, Cuí, Maneta, Dodoca, Piu, Forzinho e Torinha por todo trabalho no transporte, montagem, revisão e retirada das armadilhas. As coletas noturnas nunca foram tão animadas! A Gisleide e seus filhos (Galileu, Simão e Danda) por acolherem uma desconhecida em vossa casa. Às crianças, em especial Maria, Gabriel, Lucas, Ezaqueu, Lívia, Popó, Stephany e Davi, por fazerem os dias mais leves e os momentos de tristeza mais felizes. A Seu Elias, Dona Sinhá e suas filhas Tereza, Tuquinha e Edinha por me acolherem como parte da família. A todos os outros integrantes desta linda comunidade por sempre se preocuparem comigo e com o meu trabalho.

Enfim, voltei a coletar no Monumento Natural Grota do Angico (Poço Redondo/Se), local onde desenvolvi a minha pesquisa do mestrado e também fui adotada pela minha primeira família sertaneja. Seu Didi, Tia Leninnha, Brena, Breno e Bruno muito obrigada por mais uma vez estarem ao meu lado e me acalentarem quando precisei. A James por topar as minhas amostragens loucas e me ajudar em tudo possível. A Tio Evaldo, Tio Didi, João e James na colocação e infinita recolocação dos baldes quando as chuvas teimavam em arrancá-los. Aos

brigadistas Xandu, Tiago, Messias, Batista, Yuri, Cristiano e Renato pela companhia e me alimentarem quando em meio a correria não lembrava nem que era preciso comer. A João Serrinha e Seu Jason por me permitirem trabalhar em suas terras.

À Coleção Herpetológica da UFPB, na pessoa do seu curador Prof. Dr. Gustavo Vieira, por todo suporte e disponibilidade de espaço para estudo. Aos amigos de laboratório, em especial Fafá, Adonias (outro “Tonho” que a vida me presenteou), João, Thainá, Izabel, Lissa, Lucas Ribeiro, Libélula, Daniel Orsi, Bruno, Daniel Santana, Niedja e Aninha, por todas as brincadeiras e sempre se mostrarem disponíveis para me ajudar no processamento dos lagartos e análise dos dados.

Ao Prof. Dr. Guarino Colli (UNB) pela ajuda financeira e à técnica Carol (Laboratório de invertebrados/UFPB) pelo auxílio na identificação dos invertebrados.

Aos membros da banca, Profs. Drs. Frederico França, Geraldo Moura, Pedro Nunes e Renato Faria pela disponibilidade e valiosas contribuições para este trabalho. Um agradecimento especial para Renato, ele que me apresentou a Herpetologia e acompanhou toda a minha vida acadêmica. Obrigada, venho!! Saiba que te admiro demais e torço para que sempre seja feliz.

Ao meu orientador Prof. Dr. Daniel Oliveira Mesquita por todos os ensinamentos e abraçar esse trabalho como seu. Obrigada por me mostrar que tudo é muito mais simples do que a minha cabeça acha que é.

Ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (PPGCB/UFPB), todos os seus funcionários, professores e alunos. A aprendizagem foi enorme e o orgulho em fazer parte dessa história também.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) e à Secretaria de Meio Ambiente e Recursos Hídricos de Sergipe (SEMARH/SE) pelas licenças concedidas.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

Por fim, meu maior agradecimento é para Aquele que tudo pode e jamais me desampara: Deus, Tu sabes!!!



**“Graças, Pai, hoje venho te dar
E prostrar-me aos teus pés
Somente para agradecer-te
Somente para dar-te graças
Pois não encontro outras
palavras em meu ser
(...)”**

**Graças, Pai,
por teu amor e tua bondade
Por tua força e amizade
Por seu um Pai leal, sempre leal”**

(Música: Graças Pai/ Martín Valverde)

RESUMO GERAL

O presente estudo encontra-se dividido em três capítulos. No primeiro deles, apresentamos uma lista de lagartos para a região do Alto Sertão de Sergipe, Brasil. Ao total, registramos 19 espécies de 10 famílias, sendo *Ameivula ocellifera*, *Tropidurus hispidus* e *Tropidurus semitaeniatus* as espécies mais abundantes. No segundo capítulo, investigamos os padrões de estruturação de uma taxocenose de lagartos do município de Canindé de São Francisco, Sergipe. Nele, inventariamos 13 espécies, pertencentes a sete famílias. Os lagartos se mostraram especialistas quanto ao uso do microhabitat e dieta, com exceção de *T. hispidus* e *A. ocellifera*. Ainda, verificamos que a taxocenose se encontra estruturada quanto ao uso dos recursos espaciais e tróficos, sendo os seus padrões influenciados tanto por fatores ecológicos, mais proeminentes, quanto históricos. Por fim, em relação ao eixo morfométrico, encontramos um efeito conjunto e equilibrado entre a ecologia e filogenia. No terceiro e último capítulo investigamos os efeitos da sucessão ecológica na estruturação de taxocenoses de lagartos em áreas de caatinga do Alto Sertão Sergipano. Ao total, registramos 8034 lagartos, pertencentes a 16 espécies e nove famílias. As suas abundâncias totais não variaram entre os estágios sucessionais analisados (inicial, intermediário e tardio). A riqueza e composição de espécies mostraram-se estatisticamente diferentes apenas entre o estágio inicial e tardio. Em relação ao nicho espacial, somente a taxocenose do estágio inicial não se mostrou estruturada, porém todas elas foram mais influenciadas por fatores ecológicos recentes. Quanto ao nicho alimentar, verificamos estruturação em todas as taxocenoses, com a formação de um gradiente crescente de organização com o avanço da sucessão e a influência tanto de fatores ecológicos quanto históricos, estes últimos porém, mais fracos que o primeiro. Por fim, detectamos estruturação filogenética apenas no estágio inicial e em relação ao índice MNTD. Como sua forma estandardizada (NTI) mostrou-se negativa, a estrutura verificada era provinda de interações ecológicas e não da ação da filogenia na sua formação.

Palavras-chave: nicho espacial, nicho alimentar, morfometria, estrutura filogenética, Floresta Tropical Sazonalmente Seca (FTSS).

GENERAL ABSTRACT

This study is divided into three chapters. In the first, we present a list of lizards for the Alto Sertão region of Sergipe, Brazil. In total, we registered 19 species from 10 families, with *Ameivula ocellifera*, *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* the most abundant species. In the second chapter, we investigate the structure patterns in a lizard assemblage from Canindé de São Francisco, Sergipe. We inventoried 13 species belonging to seven families. The lizards proved to be experts in the use of microhabitat and diet, with the exception of *T. hispidus* and *A. ocellifera*. Still, we verified that the assemblage is structured as to the use of the space and trophic resources, being its patterns influenced by ecological factors, more prominent, and historical. Finally, we found a joint and balanced effect between ecology and phylogeny on the morphometric axis. In the third and last chapter we investigate the effects of ecological succession on the structuring of lizard assemblage in a semiarid area of Caatinga habitat from the Alto Sertão region, Sergipe. In total, we registered 8034 lizards, belonging to 16 species and nine families. The lizards total abundances did not vary between the analyzed successional stages (initial, intermediate and late). Species richness and composition were statistically different only between the early and late stages. Regarding the spatial niche, only the early stage assemblages was not structured, but all of them were more influenced by recent ecological factors. As for the food niche, we found structure in all assemblages, with the formation of an increasing gradient of organization with the progression of succession and the influence of both ecological and historical factors, the latter, however, weaker than the first. Finally, we detected phylogenetic structuring only in the initial stage and in relation to the MNTD index. As its standardized form (NTI) proved to be negative, the verified structure came from ecological interactions and not from the action of phylogeny in its formation.

Keywords: spatial niche, food niche, morphometry, phylogenetic structure, Seasonally Dry Tropical Forest (SDTF).

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	xii
LISTA DE TABELAS	xv
CONSIDERAÇÕES INICIAIS	17
Referências Bibliográficas.....	20
CAPÍTULO I - Lizards from the Alto Sertão region of Sergipe state, Brazil	23
Abstract.....	24
Introduction	25
Material and Methods	26
Results.	30
Discussion.....	35
Acknowledgements	38
References	38
CAPÍTULO II - Estrutura da taxocenose de lagartos em uma área de Caatinga de Sergipe: efeito ecológico, histórico ou estocástico?	49
Resumo	50
Introdução	51
Material e Métodos	54
Resultados.....	59
Discussão	66
Referências Bibliográficas.....	74
CAPÍTULO III - Influência da sucessão ecológica na estruturação de taxocenoses de lagartos na Caatinga do Alto Sertão Sergipano, Brasil	82
Resumo	82
Introdução	83
Material e Métodos	87
Resultados.....	97
Discussão	102
Referências Bibliográficas.....	111
Apêndice	121
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	125
Referências Bibliográficas.....	124

LISTA DE FIGURAS

Capítulo I

- Figure 1. Map of South America showing the location of the study site. The outlined map on the right shows the municipalities of Sergipe state, with the Alto Sertão region shaded in blue and the eleven sampling sites in yellow. Sites 1-4 refer to the first inventory; point 5 refers to the second inventory; and points 6-11 refer to the third inventory. 29
- Figure 2. Lizards collected at Alto Sertão region of Sergipe, Brazil: A) *Diploglossus lessonae*; B) *Hemidactylus brasiliensis*; C) *Hemidactylus mabouia*; D) *Lygodactylus klugei*; E) *Acratosaura mentalis*; F) *Vanzosaura multiscutata*; G) *Iguana iguana*; H) *Brasiliscincus heathi*. 31
- Figure 3. Lizards collected at Alto Sertão region of Sergipe, Brazil: I) *Psychosaura agmosticha*; J) *Psychosaura macrorhyncha*; K) *Gymnodactylus geckoides*; L) *Phyllopezus pollicaris*; M) *Polychrus acutirostris*; N) *Coleodactylus meridionalis*; O) *Ameiva ameiva*; P) *Ameivula ocellifera*. 32
- Figure 4. Lizards collected at Alto Sertão region of Sergipe, Brazil: Q) *Salvator merianae*, adult; R) *Salvator merianae*, juvenile; S) *Tropidurus semitaeniatus*; T) *Tropidurus hispidus*. 33
- Figure 5. Relative and absolute abundances of the lizard species of the Alto Sertão region of Sergipe, Brazil (N = 9485). The numbers next to the black bars refer to the absolute abundances of each species. 34
- Figure 6. Individual-based rarefaction curve (line) and Chao2P species estimator (circles) for lizard species recorded in Alto Sertão region, Sergipe, Brazil. 35

Capítulo II

- Figura 1. Do lado esquerdo no canto superior, mapa do Brasil destacando o Estado de Sergipe (em preto) e no inferior o Município de Canindé do São Francisco (cinza escuro). Do lado direito a localização dos transectos amostrados no referido município. 55
- Figura 2. Caatinga arbustiva-arbórea (A) e Afloramento rochoso (B) da Fazenda Jerimum, Canindé do São Francisco, Sergipe, Brasil. 56

- Figura 3. Curvas de acumulação de espécies (—) e curvas de rarefação (○) baseada no estimador Chao2P para lagartos com base no número de espécimes individuais registrados na Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco, Sergipe, Brasil..... 60
- Figura 4. Abundâncias relativa e absoluta das espécies de lagartos da Fazenda Jerimum, Canindé do São Francisco, Sergipe, Brasil (N=2051). Os números próximos às barras pretas referem-se às abundâncias absolutas de cada espécie. 61
- Figura 5. Análise Filogenética de Componentes Principais (pPCA) para os dados de microhabitat da taxocenose de lagartos da Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco, Sergipe, Brasil. À esquerda está a árvore filogenética construída para a taxocenose com o primeiro componente global e o primeiro componente local. Os escores negativos e positivos são indicados pelos círculos branco e preto, respectivamente. O tamanho do círculo é proporcional aos valores dos escores. À direita estão os loadings do primeiro componente global (azul) e local (vermelho). Legenda dos traços analisados: arv – árvore; bro – bromélia; sol – solo exposto; roc – rocha; fol – folhicho; tro – tronco caído..... 63
- Figura 6. Análise Filogenética de Componentes Principais (pPCA) para os dados de dieta da taxocenose de lagartos da Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco, Sergipe, Brasil. À esquerda está a árvore filogenética construída para a taxocenose com o primeiro componente global e o primeiro componente local. Os escores negativos e positivos são indicados pelos círculos branco e preto, respectivamente. O tamanho do círculo é proporcional aos valores dos escores. À direita estão os loadings do primeiro componente global (azul) e local (vermelho). Legenda dos traços analisados: Aca – Acari; Ara – Araneae; Bla – Blattaria; Ara – Araneae; Chi – Chilopoda; Col – Coleoptera; Coll – Collembola; Dip – Diptera; For – Formicidae; Gas – Gastropoda; Hem – Hemiptera; Hym – Hymeniptera; Iso – Isoptera; Lar – Larva de inseto; Man – Mantodea; Ort – Orthoptera; Pha – Phasmatodea; Pse – Pseudoscorpiones; Pul – Pulpa; Sco – Scorpiones; Thy – Thysanura; Ver – Vertebrata..... 65
- Figura 7. Análise Filogenética de Componentes Principais (pPCA) para os dados de morfometria da taxocenose de lagartos da Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco, Sergipe, Brasil. À esquerda está a árvore filogenética construída para a taxocenose com o primeiro componente global e o primeiro componente local. Os escores negativos e positivos são indicados pelos círculos branco e preto, respectivamente. O tamanho do círculo é proporcional aos valores dos escores. À direita estão os loadings do primeiro componente global (azul) e local (vermelho). Legenda dos traços analisados: CRC – comprimento rostro-cloacal; CCau – comprimento da cauda; LCo – largura do corpo; ACo – altura do corpo; CCa –

comprimento da cabeça; LCa – largura da cabeça; Aca – altura da cabeça; CMa – comprimento do membro anterior; CMp – comprimento do membro posterior. 68

Capítulo III

Figura 1. Lado esquerdo - canto superior: mapa do Brasil destacando o Estado de Sergipe (em preto); canto inferior: localização da região do Alto Sertão Sergipano no referido Estado (cinza escuro). Lado direito - localização das áreas de amostragem no Alto Sertão de Sergipe distribuídos da seguinte forma: □ Estágio Inicial – (1) Assentamento Quilombola de Mocambo, no município de Porto da Folha e (2) Fazenda do Sr. João, em Poço Redondo; Δ Estágio Intermediário – (3) Unidade de Conservação Estadual Monumento Natural Grota do Angico e (4) Fazenda Angico, ambas em Poço Redondo; ○ Estágio Tardio – (5) Fazenda Jerimum, em Canindé de São Francisco e (6) Comunidade Mocambo, em Porto da Folha. 91

Figura 2. Áreas de amostragem dos lagartos na caatinga do no Alto Sertão Sergipano, Brasil: Estágio Inicial – (A) Assentamento Quilombola de Mocambo, no município de Porto da Folha e (B) Fazenda do Sr. João, em Poço Redondo; Estágio Intermediário – (C) Unidade de Conservação Estadual Monumento Natural Grota do Angico e (D) Fazenda Angico, ambas em Poço Redondo; Estágio Tardio – (E) Fazenda Jerimum, em Canindé de São Francisco e (F) Comunidade Mocambo, em Porto da Folha. As figuras do lado esquerdo foram tiradas na estação seca e as do lado direito a estação chuvosa. 92

LISTA DE TABELAS

Capítulo I

Table 1. Lizard species from Alto Sertão region of Sergipe, Brazil. Municipalities = CSF – Canindé de São Francisco; MA – Monte Alegre de Sergipe; NSG – Nossa Senhora da Glória; PF – Porto da Folha; PR – Poço Redondo. Source = CHUFS – Herpetological Collection of the Universidade Federal da Paraíba.	30
---	----

Capítulo II

Tabela 1. Larguras de nicho espacial e alimentar das espécies de lagartos da taxocenose da Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco, Sergipe, Brasil. “-” representa dados ausentes para a espécies.	62
Tabela 2. Valores de sobreposição de nicho espacial (preenchimento cinza) e alimentar (preenchimento branco) da taxocenose de lagartos da Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco, Sergipe, Brasil. Legenda: Am – <i>Acratosaura mentalis</i> ; Ao – <i>Ameivula ocellifera</i> ; Gg – <i>Gymnodactylus geckoides</i> ; Ii – <i>Iguana iguana</i> ; Lk – <i>Lygodactylus pollicaris</i> ; Pp – <i>Phyllopezus pollicaris</i> ; Th – <i>Tropidurus hispidus</i> ; Ts – <i>Tropidurus semitaeniatus</i> ; Vm – <i>Vanzosaura multiscutata</i> . “-” representa espécies que não foram amostradas.....	62
Tabela 3. Índices de valor de importância (IVI) das categorias de presas consumidas pelos lagartos da Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco, Sergipe, Brasil. Legenda: Am – <i>Acratosaura mentalis</i> ; Ao – <i>Ameivula ocellifera</i> ; Gg – <i>Gymnodactylus geckoides</i> ; Lk – <i>Lygodactylus pollicaris</i> ; Pp – <i>Phyllopezus pollicaris</i> ; Th – <i>Tropidurus hispidus</i> ; Ts – <i>Tropidurus semitaeniatus</i> ; Vm – <i>Vanzosaura multiscutata</i> . “-” representa que a espécie não consumiu a categoria de presa indicada.....	66

Capítulo III

Tabela 1. Abundâncias absolutas dos lagartos capturados por busca ativa e armadilhas de interceptação e queda nos três estágios sucessionais (inicial, intermediário e tardio) amostrados na caatinga do Alto Sertão Sergipano, Brasil. Valores antes do parênteses referem-se às abundâncias na busca ativa, valores dentro dos parênteses representam as abundâncias nas	
--	--

armadilhas de interceptação e queda e valores em negrito o total das abundâncias de cada espécie.	99
Tabela 2. Médias das características estruturais do habitat usadas para o estabelecimento do gradiente sucessional das áreas de caatinga do Alto Sertão Sergipano, Brasil. DAMP – distância da árvore mais próxima; CAP – circunferência a altura do peito da árvore mais próxima. Valores entre parênteses representam os desvios-padrões das medidas. Estágio Inicial: INI1 – Assentamento Quilombola de Mocambo, Porto da Folha; INI2 – Fazenda do Sr. João, Poço Redondo. Estágio Intermediário: INT1 – Monumento Natural Grota do Angico; INT2 – Fazenda Angico, ambos em Poço Redondo. Estágio Tardio: TAR1 – Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco; TAR2 - Comunidade Mocambo, Porto da Folha.....	100
Tabela 3. Índices de sobreposição observados e simulados, valor de significância (p) e módulo do resíduo entre o índice de sobreposição observado e simulado para os nichos espacial e alimentar das taxocenoses de lagartos da caatinga do Alto Sertão Sergipano, Brasil. ISE = Índice de sobreposição espacial; ISA = Índice de sobreposição alimentar.	102
Tabela 4. Valores dos primeiros eixos do componente local (Fatores ecológicos) e do componente global (Fatores históricos) das Análises Filogenéticas de Componentes Principais realizadas para os nichos espacial e alimentar das taxocenoses de lagartos ao longo do gradiente de sucessão estabelecido na caatinga do Alto Sertão Sergipano, Brasil.	102
Tabela 5. Largura de nicho de cada área amostrada na caatinga do Alto Sertão Sergipano, Brasil (<i>B</i> área) e a largura de nicho média das suas respectivas espécies (<i>B</i> espécies). Estágio Inicial: INI1 – Assentamento Quilombola de Mocambo, Porto da Folha; IN2 – Fazenda do Sr. João, Poço Redondo. Estágio Intermediário: INT1 – Monumento Natural Grota do Angico; INT2 – Fazenda Angico, ambos em Poço Redondo. Estágio Tardio: TAR1 – Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco; TAR2 – Assentamento Quilombola de Mocambo, Porto da Folha.	103
Tabela 6. Métricas de estrutura filogenética e seus respectivos valores de significância (p) para as taxocenoses de lagartos dos estágios sucessionais amostrados na caatinga do Alto Sertão Sergipano. PD - Diversidade filogenética; MPD - Distância filogenética média entre os pares possíveis de todos os táxons na taxocenose; NRI - Índice de parentesco líquido; MNTD - Distância filogenética média do vizinho mais próximo; NTI - Índice líquido do táxon mais próximo.....	104

CONSIDERAÇÕES INICIAIS

Em ecossistemas tropicais, o desmatamento para as práticas agrícola e pecuária é um dos principais responsáveis pela perda de florestas primárias e a consequente diminuição da biodiversidade (Wright & Muller-Landau, 2006; Suazo-Ortuño *et al.*, 2015). No entanto, após a prática exploratória, esses fragmentos podem ser abandonados, permitindo o crescimento de florestas secundárias com diferentes tempos de regeneração. Esses tipos florestais abrangem mais de 40% das florestas de todo o mundo e as projeções recentes preveem que no futuro próximo a maioria das florestas tropicais sejam secundárias, particularmente na Ásia e nas Américas (Wright & Muller-Landau, 2006). Essas florestas podem, portanto, desempenhar um importante papel para a conservação da biodiversidade tropical, como sugerido por estudos que mostram que as taxocenoses animais podem se recuperar após 20 a 40 anos de regeneração vegetal, sendo esse tempo variável entre os táxons (Dunn, 2004; Lugo & Helmer, 2004; Quintero & Roslin, 2005). Porém, até o momento, a maioria dos estudos desenvolvidos é sobre insetos e aves, enquanto apenas 14% dos trabalhos revisados por Dunn (2004) tratam da resposta de vertebrados não-voadores à sucessão florestal.

No Brasil, uma das regiões mais afetadas pelo desmatamento, fragmentação e uso do solo é o semiárido nordestino, cuja degradação ambiental vem ocasionando processos de desertificação cada vez mais significativos (Leal *et al.*, 2003; Freire & Pacheco, 2005; Leal *et al.*, 2005). Por exemplo, Freire & Pacheco (2005) analisando os municípios de Canindé de São Francisco, Porto da Folha e Poço Redondo, em Sergipe, além de alguns outros em Alagoas (Piranhas, Pão-de-Açúcar e Olho D'Água do Casado), identificaram que em cerca de 22% desses locais já podem ser identificados processos de desertificação. Esses autores constataram que no período entre 1989 a 2003 houve uma diminuição de 9.7% de caatinga arbórea e 68.7% de caatinga arbustiva, com um aumento de 91.3% de solo exposto e 70% em áreas urbanas e

antropizadas. Assim, como consequência das atividades extrativistas-predatórias desenvolvidas, estima-se que 80% das caatingas são sucessionais e que cerca de 40% são mantidas em estágio pioneiro de sucessão ecológica (Leal *et al.*, 2005). Este cenário ainda é agravado por sua pobre rede de áreas protegidas, onde apenas 7.5% do Bioma encontra-se protegido por unidades de conservação, sendo menos de 1% é de proteção integral (Tabarelli & Vicente, 2004; MMA, 2017).

Porém, mesmo diante de tantas adversidades, a Caatinga continua sendo um dos biomas menos estudados, tendo sua diversidade biológica subestimada, onde 41% de sua área não foi amostrada e 80% está subamostrada (Silva & Dinnouti, 1999; Tabarelli *et al.*, 2002). Em relação à herpetofauna, o cenário não é diferente. Apesar de nas últimas três décadas ter sido registrado um aumento no número de estudos, a maioria são desenvolvidos principalmente dentro de unidades de conservação, fator limitante da amostragem a poucos pontos por estado (Rodrigues, 2005; Mesquita *et al.*, 2017). Em Sergipe, por exemplo, estudos com lagartos se limitam a poucos locais e pequenas notas de expansão de distribuição geográfica e predação (Delfim *et al.*, 2006; Gouveia *et al.*, 2010; De-Carvalho *et al.*, 2012; Amora *et al.*, 2014; Ferreira *et al.*, 2014; Moura *et al.*, 2015; Caldas *et al.*, 2016; Sousa-Souto *et al.*, 2016; Mikalauskas *et al.*, 2017). Estudos ecológicos, por sua vez, só foram realizados no Monumento Natural Grota do Angico, Poço Redondo, e tratam da dinâmica populacional e comportamento de duas espécies do gênero *Tropidurus* e da dieta de seis espécies de lagartos (Santana *et al.*, 2011; Gomes *et al.*, 2015; Ferreira *et al.*, 2017). Dessa forma, além da necessidade do fechamento das lacunas sobre a fauna da Caatinga, principalmente no que diz respeito à distribuição das espécies, especificidades espaço-temporais e estrutura das suas taxocenoses, também é preciso compreender a resiliência desse ecossistema, como uma condição *sine qua non* para se discutir propostas de conservação e tornar o desenvolvimento sustentável uma possibilidade mais realista.

Assim, diante do exposto, nosso objetivo foi investigar os efeitos da sucessão ecológica na estruturação de taxocenoses de lagartos em áreas de Caatinga, explorando também o papel dos componentes ecológico e histórico nas suas organizações individuais. Para isto, propomos a subdivisão da tese em três capítulos. No primeiro deles, intitulado **“Lagartos do Alto Sertão do estado de Sergipe, Brasil”**, nosso objetivo é apresentar um inventário das espécies de lagartos que ocorrem na Caatinga do Alto Sertão Sergipano, usando como base expedições de campo realizadas pelos autores e os espécimes depositados em coleções científicas. Este capítulo se encontra em inglês, pois já está em vias de submissão no período Hepetology Notes, ISSN 2071-5773 (on-line), que publica estudos descritivos envolvendo história natural de anfíbios e répteis como também informações sobre sua distribuição. No segundo capítulo, que tem como tema **“Estrutura da taxocenose de lagartos em uma área de Caatinga de Sergipe: efeito ecológico, histórico ou estocástico?”**, analisamos a estrutura da taxocenose de lagartos da Fazenda Jerimum no município de Canindé de São Francisco, Sergipe. Avaliamos os parâmetros dessa estrutura no que se refere à sua composição, riqueza, abundância de espécies, utilização do espaço, dieta e morfometria. Além disso, testamos a hipótese de presença de estrutura (ecológica e histórica) para os parâmetros espaciais e alimentares. Por fim, no terceiro capítulo, intitulado **“Influência da sucessão ecológica na estruturação de taxocenoses de lagartos em uma região de Caatinga do Alto Sertão Sergipano, Brasil”**, nosso objetivo foi investigar os efeitos da sucessão ecológica na estruturação de taxocenoses de lagartos em áreas de Caatinga da região do Alto Sertão Sergipano, explorando também o papel dos componentes ecológico e histórico nas suas organizações individuais. Além disso, testamos as hipóteses se as composições, riquezas e abundâncias das taxocenoses se modificavam ao longo do gradiente sucessional devido às modificações do habitat. Também verificamos se ambientes em estágio inicial de sucessão ecológica eram mais limitantes na oferta de recursos espaciais e tróficos para os lagartos e se isso refletia nos seus níveis de estruturação. Por fim, testamos se as taxocenoses

eram filogeneticamente estruturadas e se o estágio inicial apresentava maior agrupamento filogenético de espécies devido a ação de possíveis filtros ambientais que nele poderiam ocorrer.

Referências Bibliográficas

- Amora, T.D., A. Oliveira Silva, B.M. Conceição, V.L. Hirakuri, D.O. Santana & S.F. Ferrari. 2014. Predation of *Phyllopezus pollicaris* by the common marmoset *Callithrix jacchus* in the Caatinga scrub of northeastern Brazil. *Herpetology Notes*, 7: 547-549.
- Caldas, F.L.S., D.O. Santana, R.G. Faria, A. Bocchiglieri & D.O. Mesquita. 2016. *Diploglossus lessona* Peracca, 1890 (Squamata: Anguidae): new records from northeast Brazil and notes on distribution. *Check List*, 12: 1982.
- De-Carvalho, C.B., R.A. Santos, S.M. Rocha, F.L.S. Caldas, E.B. Freitas, B.D. Silva, D.O. Santana & R.G. Faria. 2012. *Gymnodactylus geckoides* (Naked-toed Gecko): Predation. (Natural History Notes). *Herpetological Bulletin*, 121: 41-43.
- Delfim, F.R., E.M. Gonçalves & S.T. Silva. 2006. Squamata, Gymnophthalmidae, *Psilophthalmus paeminus*: Distribution extension, new state record. *Check List*, 2: 89-92.
- Dunn, R.R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology*, 18: 302-309.
- Ferreira, A.S., A.O. Silva, B.M. Conceicao, D.S. Cardoso & P. Santos. 2014. Predation on *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae) by *Acanthoscurria natalensis* (Aranea: Theraphosidae) in the semiarid Caatinga region of northeastern Brazil. *Herpetology Notes*, 7: 501-503.
- Ferreira, A.S., A.O. Silva, B.M. Conceicao & R.G. Faria. 2017. The diet of six species of lizards in an area of Caatinga, Brazil. *Herpetological Journal*, 26: 151-160.
- Freire, N.C.F. & A.P. Pacheco. 2005. Aspectos da detecção de áreas de risco à desertificação na região de Xingó. *Anais XII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto*: 525-532.
- Gomes, F.F.A., F.L.S. Caldas, R.A. Santos, B.D. Silva, D.O. Santana, S.M. Rocha, A.S. Ferreira & R.G. Faria. 2015. Patterns of space, time and trophic resource use by *Tropidurus hispidus* and *T. semitaeniatus* in an area of Caatinga, northeastern Brazil. *Herpetological Journal*, 25: 27-39.
- Gouveia, S.F., F.F.A. Gomes, B.D. Silva & R.G. Faria. 2010. *Cnemidophorus ocellifer* (Spix's Whiptail). Use of scorpions as prey in an unstable environment. *Herpetological Review*, 41: 74-75.

- Leal, I.R., M. Tabarelli & J.M.C. Silva. 2003. *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária UFPE, Recife. 806p.
- Leal, I.R., J.M.C. Silva, M. Tabarelli & T.E. Lacher Jr. 2005. Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. *Megadiversidade*, 1: 139-146.
- Lugo, A.E. & E. Helmer. 2004. Emerging forests on abandoned land: Puerto Rico's new forests. *Forest Ecology and Management*, 190: 145-161.
- Mesquita, D.O., G.C. Costa, A.A. Garda & F.R. Delfim. 2017. Species composition, biogeography and conservation of Caatinga lizards. In: J.M.C. Silva, I.R. Leal & M. Tabarelli (eds.). *Caatinga: the Largest Tropical Dry Forest Region in South America*. Springer, Cham.
- Mikalauskas, J.S., D.O. Santana & S.F. Ferrari. 2017. Lizard predation *Tropidurus hispidus* (Squamata, Tropiduridae) by false coral snake *Oxyrhopus trigeminus* (Squamata, Dipsadidae) in the Caatinga, in northeastern Brazil. *Pesquisa e Ensino em Ciências Exatas e da Natureza*, 1: 60-67.
- MMA. 2017. Governo Federal do Brasil. Disponível em: <<http://www.mma.gov.br/biomas/caatinga>> Acesso em: 27 setembro 2017.
- Moura, L.O.G., C.M.S. Machado, B.M. Conceição, A.O. Silva, A.F. Santana & R.G. Faria. 2015. Predation of *Ameivulla ocellifera* (Teiidae) by (Scholopendridae: *Scolopendra* sp.) in the vegetation of the Caatinga biome, northeastern Brazil. *Herpetology Notes*, 8: 389-391.
- Quintero, I. & T. Roslin. 2005. Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in Central Amazonia. *Ecology*, 86: 3303-3311.
- Rodrigues, M.T. 2005. Herpetofauna da Caatinga. In: I.R. Leal, M. Tabarelli & J.M.C. Silva (eds.). *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária da UFPE, Recife. Pp: 181-236.
- Santana, D.O., R.G. Faria, A.d.S. Ribeiro, A.C.F. Oliveira, B.B. Souza, D.G. Oliveira, E.D.S. Santos, F.A.M. Soares, F.B. Gonçalves, H.C.M. Calasans, H.S. Vieira, J.G. Cavalcante, L.S. Marteis, L.S. Aschoff, L.C. Rodrigues, M.C.T. Xavier, M.M. Santana, N.M. Soares, P.M.F.G. Figueiredo, S.S.B. Barreto, S.C. Franco & S.M. Rocha. 2011. Utilização do microhabitat e comportamento de duas espécies de lagartos do gênero *Tropidurus* numa área de Caatinga no Monumento Natural Grota do Angico. *Scientia Plena*, 7: 1-9.
- Silva, J.M.C. & A. Dinnouti. 1999. Análise de representatividade das unidades de conservação federais de uso indireto na Floresta Atlântica e Campos Sulinos. In: L.P. Pinto (ed.). *Padrões de Biodiversidade da Mata Atlântica do Sul e Sudeste*, São Paulo, Campinas. Pp: 1-16.
- Sousa-Souto, L., R.P.S. Almeida, B.G. Ambroggi, Y.T. Reis & R.G. Faria. 2016. *Tropidurus hispidus* (Peter's Lava Lizard). Ant-lizard commensalism. *Herpetological Review*, 47: 141.
- Suazo-Ortuño, I., J. Alvarado-Díaz, E. Mendoza, L. López-Toledo, N. Lara-Urbe, C. Márquez-Camargo, J.G. Paz-Gutiérrez & J.D. Rangel-Orozco. 2015. High resilience of

herpetofaunal communities in a human-modified tropical dry forest landscape in western Mexico. *Tropical Conservation Science*, 8: 396-423.

- Tabarelli, M. & A. Vicente. 2004. Conhecimento sobre plantas lenhosas da Caatinga: lacunas geográficas e ecológicas. In: J.M.C. Silva, M. Tabarelli, M.T. Fonseca & L.V. Lins (eds.). *Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília. Pp: 101-111.
- Tabarelli, M., J.M.C. Silva, A.M.M. Santos & A. Vicente. 2002. Análise de representatividade das unidades de conservação de uso direto e indireto na Caatinga: análise preliminar. In: J.M.C. Silva & M. Tabarelli (eds.). *Workshop avaliação e identificação de ações prioritárias para conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade do bioma Caatinga*, Pernambuco.
- Wright, S.J. & H.C. Muller-Landau. 2006. The future of tropical forest species. *Biotropica*, 38: 287-301.

CAPÍTULO I

Lizards from the Alto Sertão region of Sergipe state, Brazil

Stéphanie M Rocha^{1*}, Crizanto B De-Carvalho², Evellyn B Freitas², Rafael A Santos³, Daniel O Santana⁴, Anna C N Borzani⁴, Renato G Faria³, Guarino R Colli⁴ and Daniel O Mesquita^{1,5}

¹ Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Federal da Paraíba, Cidade Universitária, CEP 58059-900, João Pessoa/PB, Brazil

² DBO Engenharia, rua 25, nº 190, Jardim Goiás, CEP 74805-280, Goiânia/GO, Brazil

³ Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Sergipe, Avenida Marechal Rondon, s/nº, CEP 49100-00, São Cristóvão/SE, Brazil

⁴ Departamento de Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília/DF, 70910-900, Brazil

⁵ Departamento de Sistemática e Ecologia, Centro de Ciências Exatas e da Natureza, Universidade Federal da Paraíba, Cidade Universitária, CEP 58059-900, João Pessoa/PB, Brazil

* Corresponding author. Email: menezes_stephanie@hotmail.com

Lizards from the Alto Sertão region of Sergipe state, Brazil

Abstract. Despite the increase in studies during recent years about the herpetofauna in areas of Caatinga in Sergipe state, large regions have never been sampled. Thus, we conducted an inventory of the lizard species that occur in the Caatinga of the Sergipe's Alto Sertão, between 2010 and 2016, in the municipalities of Canindé de São Francisco, Poço Redondo, Monte Alegre de Sergipe, Nossa Senhora da Glória and Porto da Folha. Three inventory were carried out, in both rainy and dry seasons. Additionally, we gathered information available at the Herpetological Collection of Universidade Federal de Sergipe. We sampled 9,485 lizards of 19 species (10 families). The species richness was considered high when compared to other Caatinga locations. The most abundant species were *Ameivula ocellifera*, *Tropidurus hispidus* and *T. semitaeniatus*, which were considered along with ten more species as widely distributed. Furthermore, five species presented relictual distribution and one was exotic.

Keywords. Squamata, Caatinga, Seasonally Dry Tropical Forest (FTSS), Species list.

INTRODUCTION

The South American open diagonal extends from southwest to northeast of the continent, across the Chaco, Cerrado and Caatinga (Ab'sáber, 1974; Ab'sáber, 1977; Werneck et al., 2011). The Caatinga is exclusively found in northeastern Brazil, covering approximately 800,000 km² (Prado, 2003; Galvão, 2005). Its topography varies from a flattened to slightly wavy surface, with residual scattered hills and shallow soils, which are often stony with some areas of exposed solid rock (Ross, 2006; Rodal et al., 2013). The Caatinga is characterized by a semi-arid climate, with high temperatures and low annual precipitation (Trovão et al., 2007; Rodal et al., 2013); precipitation is highly seasonal and unpredictable, and 50 to 70% of the annual rainfall can occur on three consecutive months (Santos and Andrade, 1992; Rodal et al., 2013). The combination of unique geomorphological, pedological and climatic conditions (Fernandes, 2006) results in a xeric formation dominated by small shrubs, cacti and bromeliads (Cardoso and Queiroz, 2007). However, in some places there are forests with a rich flora and medium to large trees able to form a canopy, currently classified as Seasonally Dry Tropical Forest (Pennington et al., 2004; Werneck, 2011).

The Caatinga has a unique biodiversity with high endemism; yet, it is seriously threatened by unrestrained habitat degradation (Rodrigues, 2005; Mesquita et al., 2017). Of all the semi-arid regions of the world, it is the most populated, with about 27 million people that are mostly low-incomers, which makes them dependent on the exploitation of natural resources. Thereby, 46% of Caatinga's original composition is already deforested MMA (2018). This scenario is aggravated by its poor network of protected areas; currently, protected areas cover only 7.5% of the Caatinga, with only 1% being composed by restricted use areas (Tabarelli and Vicente, 2004; MMA, 2018).

The Caatinga herpetofauna is relatively richer than other regions under similar weather conditions (Rodrigues, 2005; Mesquita et al., 2017) and recent studies have shown moderate to

high levels of endemism (Rodrigues, 1991; Rodrigues, 2000; Heyer and Junca, 2003; Magalhães et al., 2014). However, the herpetofauna is still considered to be undersampled and most previous studies were conducted within protected areas, which limits the sampling to a few sites (Rodrigues, 2005). In Sergipe, little is known about the richness and diversity of the herpetofauna. Published studies are limited to a few locations and address geographic distribution and natural history accounts (Delfim et al., 2006; Gouveia et al., 2010; De-Carvalho et al., 2012; Ferreira et al., 2014; Amora et al., 2014; Moura et al., 2015; Caldas et al., 2016a; Sousa-Souto et al., 2016; Mikalauskas et al., 2017). More detailed ecological studies were conducted in Monumento Natural Grota do Angico, Poço Redondo, on the population dynamics and behavior of two species of *Tropidurus* and the diet composition of six lizards species (Santana et al., 2011; Gomes et al., 2015; Ferreira et al., 2017). Till this date, no species list was published Caatinga areas of Sergipe. Studies that characterize the diversity of the local herpetofauna, as well as long-term studies of community dynamics, are essential to subsidize conservation planning and management for the sustainable use of natural resources (Silveira et al., 2010). Herein we present an inventory of lizard species that occur in the Caatinga from the Alto Sertão region of Sergipe, based on field expeditions carried out by the authors and specimens deposited at scientific collections.

MATERIAL AND METHODS

Study area.– The Alto Sertão region of Sergipe is part of the Caatinga ecoregion called “Depressão Sertaneja Meridional” (Ab'sáber, 1974; Velloso et al., 2002), and encompasses seven municipalities: Canindé de São Francisco, Gararu, Monte Alegre de Sergipe, Nossa Senhora da Glória, Nossa Senhora de Lourdes, Poço Redondo and Porto da Folha (Fig. 1). The topography is predominantly smooth and wavy, cut by narrow valleys with dissected slopes (Sá

et al., 2004). The vegetation is mainly composed by trees and shrubs where *Poincianella*, *Aspidosperma* and *Jatropha* predominate (Andrade-Lima, 1981). According to the Köppen classification, the local climate is BSh, a mixture of arid and semi-arid regions (Alvares et al., 2013). The temperatures are generally high, ranging from 26°C to 28°C and the average precipitation is approximately 500 mm per year. The rainfall is seasonal, occurring from April to August (autumn-winter), and the dry season occurs during the spring-summer (Santos and Andrade, 1992; Nimer, 1972).

Data collection.—We conducted three inventories between 2010 and 2016. The first one had two stages, which lasted 20 days each. They were performed between 18 to 26 September 2010 and 5 to 15 April 2011, one on dry season and one on rainy season, respectively. The sampling sites were at the municipalities of Canindé do São Francisco (09°38'31"S, 37°47'16"W), Poço Redondo (09°48'21"S, 37°41'06"W), Monte Alegre de Sergipe (10°01'37"S, 37°33'43"W) and Nossa Senhora da Glória (10°13'06"S, 37°25'13"W; Fig. 1). We used pitfall traps with drift fences and active search to capture lizards. In each locality, 25 traps were installed linearly, where each trap had four 20 l buckets buried at ground level. They were arranged in a Y-shape and interconnected by 5-m long plastic fences, fixed on wooden stakes. The traps were approximately 20 m apart from each other and they were checked daily. We also performed active searches during the day and night on random tracks.

In the second inventory, monthly expeditions of five consecutive days each were conducted between January 2010 and December 2011 at Monumento Natural Grota do Angico (09°39'S, 37°40'W; Fig. 1), municipality of Poço Redondo. The sampling methods were the same as above, but 24 pitfall traps were installed, and they were divided into three transects with a minimum distance of 1 km between them. Active searches were performed whenever possible.

The third inventory was carried out between 2015 and 2016. Two expeditions were performed in each locality, lizards were caught during the rainy season, between September 2015 and February 2016, and during the dry season, between April and August 2016. The sampled sites were: Fazenda Jerimum, in Canindé de São Francisco (9°38'58.44"S, 37°44'5.50"W); Fazenda do Senhor João (9°41'10.56"S, 37°40'59.82"W), Fazenda Angico (9°40'15.72"S, 37°42'23.04"W) and Monumento Natural Grota do Angico (9°39'54.42"S, 37°40'44.10"W), in Poço Redondo; and Comunidade Mocambo, in Porto da Folha. The latter was separated in two different locations (Fig. 1), one composed by arboreal Caatinga (9°46'59.46"S, 37°26'0.36"W) and the other comprised recently abandoned pastures (9°48'36.70"S, 37°25'59.50"W). Lizards were sampled with pitfall traps with drift fences, arranged like in the second inventory, and active searches were made through day and night, where all animals were captured or recorded.

The studies were performed to permits from IBAMA (189/2010-CGFAP), Secretaria do Meio Ambiente e Recursos Hídricos (SEMARH) of the state of Sergipe (2010.04.1008/00104-002 and 032.000.01920/2011-1) and SISBIO-ICMBio (48122-2). Lizards collected in all inventories were deposited in the Coleção Herpetológica da Universidade Federal de Sergipe (CHUFS) or Coleção Herpetológica da Universidade Federal da Paraíba (CHUFPB). Finally, records from CHUFS were also used as complementary data.

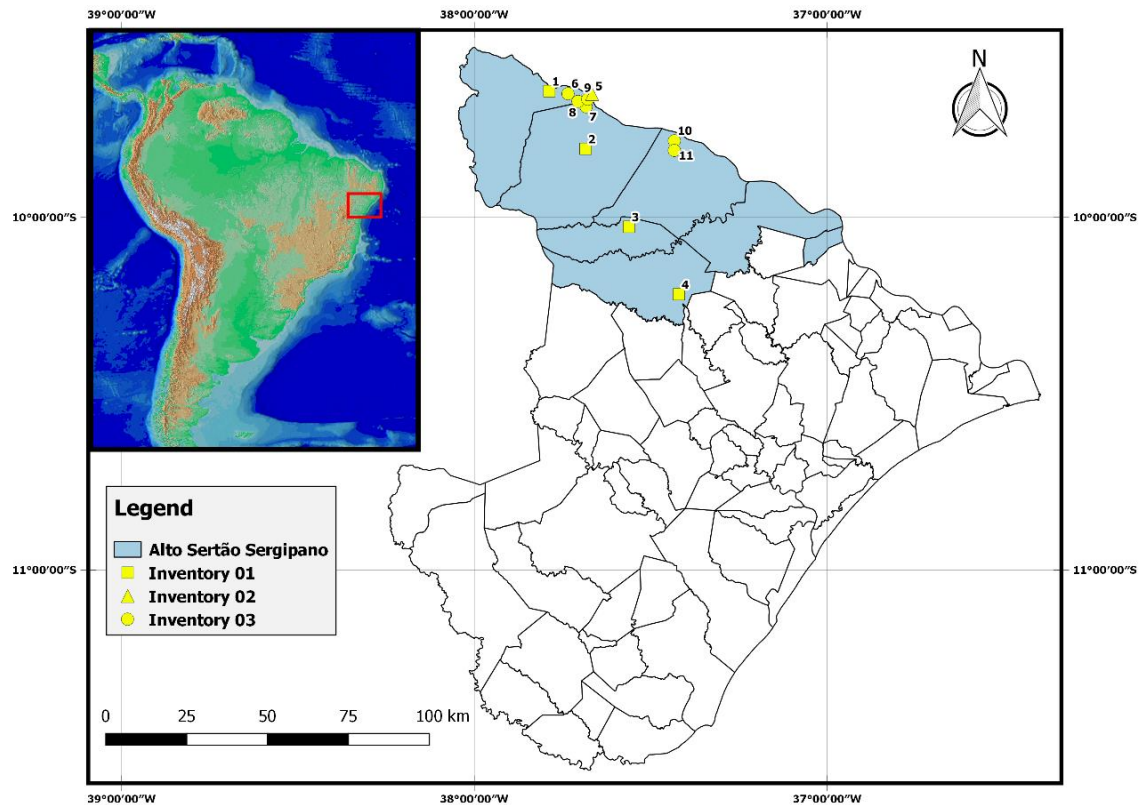


Figure 1. Map of South America showing the location of the study site. The outlined map on the right shows the municipalities of Sergipe state, with the Alto Sertão region shaded in blue and the eleven sampling sites in yellow. Sites 1-4 refer to the first inventory (1 – Canindé de São Francisco; 2 – Poço Redondo; 3 – Monte Alegre de Sergipe; 4 – Nossa Senhora da Glória) ; point 5 (Monumento Natural Grota do Angico) refers to the second inventory; and points 6-11 refer to the third inventory (6 – Fazenda Jerimum; 7 – Fazenda do Senhor João; 8 – Fazenda Angico; 9 – Monumento Natural Grota do Angico; 10 – Arboreal Caatinga in Comunidade Mocambo; 11 – Recently abandoned pastures in Comunidade Mocambo).

Statistical analyses.— We built an individual-based rarefaction curve to evaluate the sampling effort, using EstimateS v. 9.10 (Colwell, 2006). The curve was built using 100 randomizations of the original data without replacement. To reduce the possible effects of undersampling, we also estimated the asymptotic species richness in the assemblage with the Chao2P estimator (Lopez et al., 2012).

RESULTS

We obtained data from 9,485 individuals, representing 19 species and 10 families (Table 1; Figs. 2-4). Teiidae and Gekkonidae were the most representative families, with three species each (Tab. 1). Moreover, *Ameivula ocellifera* (47.95% of catches) *Tropidurus hispidus* (19.00%) and *Tropidurus semitaeniatus* (13.85%) were the most abundant species (Fig. 5). The shape of the rarefaction curve and the estimated value of Chao2P indicated our sampling was adequate and a low probability of new species being collected with additional samples (Fig. 6).

Table 1. Lizard species from Alto Sertão region of Sergipe, Brazil. **Municipalities** = CSF – Canindé de São Francisco; MA – Monte Alegre de Sergipe; NSG – Nossa Senhora da Glória; PF – Porto da Folha; PR – Poço Redondo. **Source** = CHUFS – Herpetological Collection of the Universidade Federal de Sergipe. * = visual record.

Taxon	Municipalities	Source
Anguidae		
<i>Diploglossus lessonae</i> (Peracca, 1890)	MA	PS
Gekkonidae		
<i>Hemidactylus brasiliensis</i> (Amaral, 1935)	CSF, PR	PS
<i>Hemidactylus mabouia</i> (Moreau de Jonnés, 1818)	CSF, MA, PR	PS
<i>Lygodactylus kluzei</i> (Smith <i>et al.</i> , 1977)	CSF, MA, NSG, PF, PR	PS, CHUFS
Gymnophthalmidae		
<i>Acratosaura mentalis</i> (Amaral, 1933)	CSF, MA, PF, PR	PS
<i>Vanzosaura multiscutata</i> (Amaral, 1933)	CSF, MA, NSG, PF, PR	PS
Iguanidae		
<i>Iguana iguana</i> (Linnaeus, 1758)	CSF*, MA, PF, PR	PS, CHUFS
Mabuyidae		
<i>Brasiliscincus heathi</i> (Schmidt and Inger, 1951)	CSF, MA, PF, PR	PS, CHUFS
<i>Psychosaura agmosticha</i> (Rodrigues, 2000)	PR	PS
<i>Psychosaura macrorhyncha</i> (Hoge, 1947)	MA	PS
Phyllodactylidae		
<i>Gymnodactylus geckoides</i> (Spix, 1825)	CSF, MA, PF, PR	PS, CHUFS
<i>Phyllopezus pollicaris</i> (Spix, 1825)	CSF, PF, PR	PS, CHUFS
Polychrotidae		
<i>Polychrus acutirostris</i> (Spix, 1825)	PF*, PR	PS, CHUFS
Sphaerodactylidae		
<i>Coleodactylus meridionalis</i> (Boulenger, 1888)	MA, PF	PS
Teiidae		
<i>Ameiva ameiva</i> (Linnaeus, 1758)	MA, PF, PR	PS
<i>Ameivula ocellifera</i> (Spix, 1825)	CSF, MA, NSG, PF, PR	PS, CHUFS
<i>Salvator merianae</i> (Duméril and Bibron, 1839)	CSF*, PF*, PR	PS
Tropiduridae		
<i>Tropidurus hispidus</i> (Spix, 1825)	CSF, MA, NSG, PF, PR	PS, CHUFS
<i>Tropidurus semitaeniatus</i> (Spix, 1825)	CSF, MA, PF, PR	PS, CHUFS

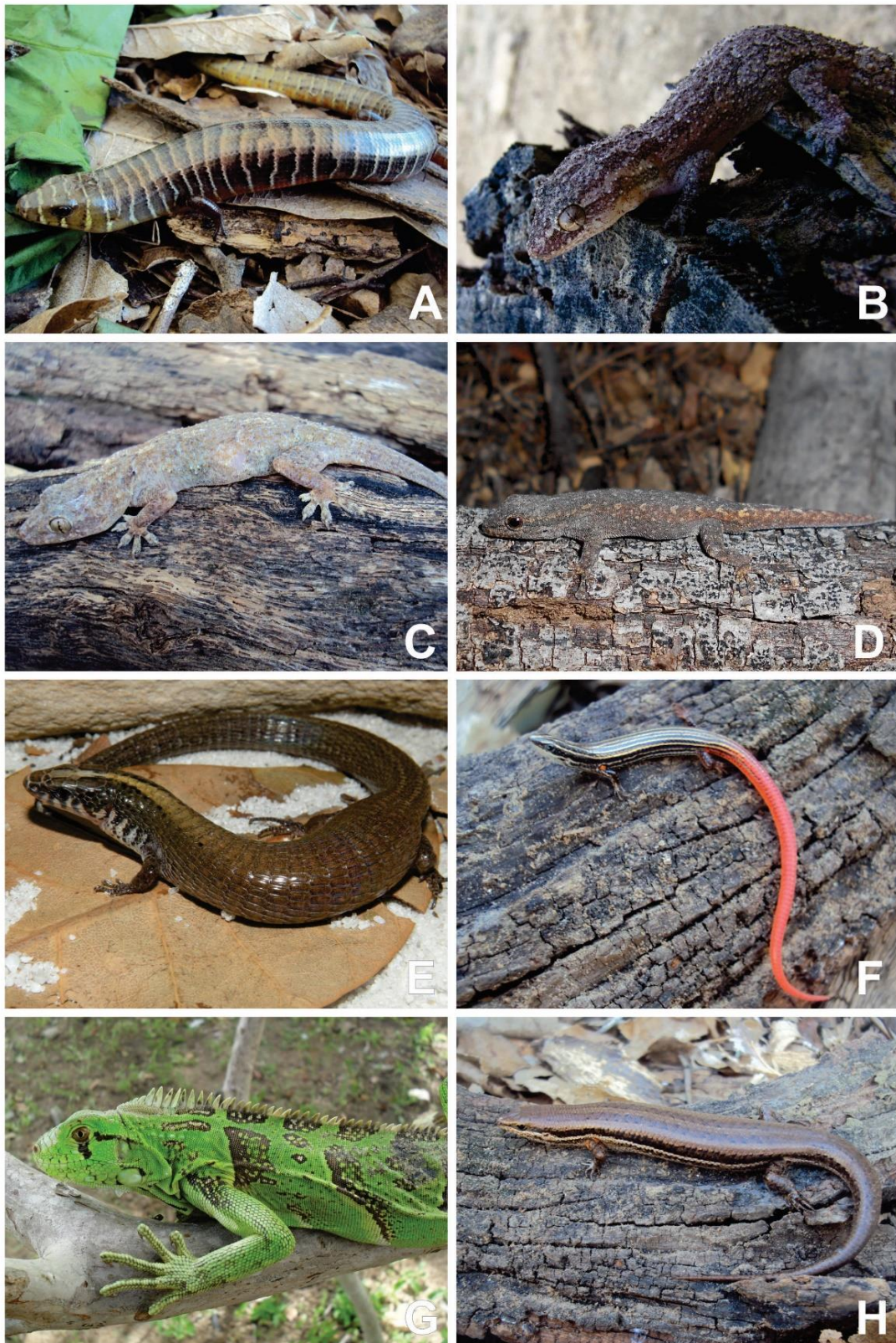


Figure 2. Lizards collected at Alto Sertão region of Sergipe, Brazil: A) *Diploglossus lessonae*; B) *Hemidactylus brasilianus*; C) *Hemidactylus mabouia*; D) *Lygodactylus klugei*; E) *Acratosaura mentalis*; F) *Vanzosaura multiscutata*; G) *Iguana iguana*; H) *Brasiliscincus heathi*.

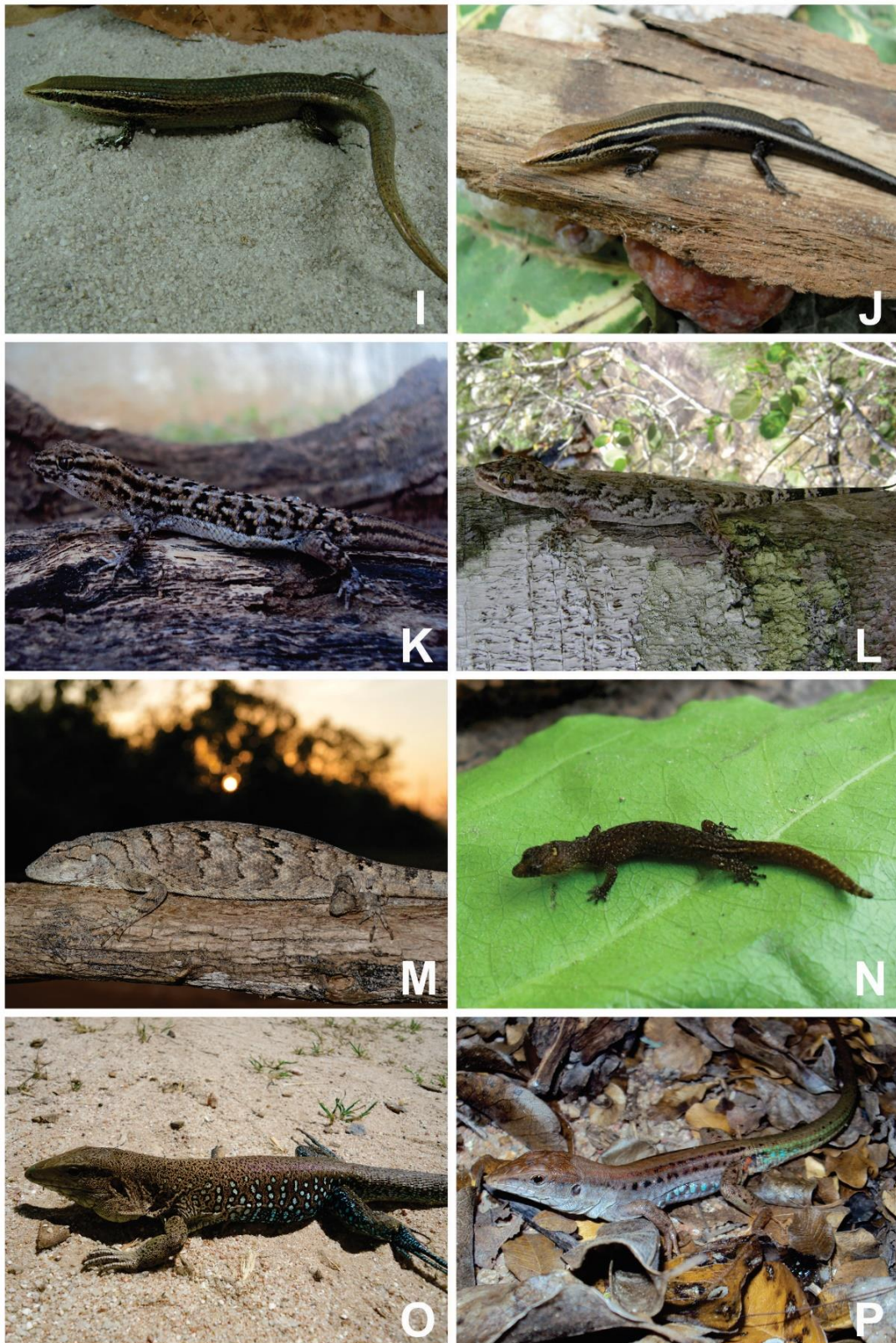


Figure 3. Lizards collected at Alto Sertão region of Sergipe, Brazil: I) *Psychosaura agnosticha*; J) *Psychosaura macrorhyncha*; K) *Gymnodactylus geckoides*; L) *Phyllopezus pollicaris*; M) *Polychrus acutirostris*; N) *Coleodactylus meridionalis*; O) *Ameiva ameiva*; P) *Ameivula ocellifera*.



Figure 4. Lizards collected at Alto Sertão region of Sergipe, Brazil: Q) *Salvator merianae*, adult; R) *Salvator merianae*, juvenile; S) *Tropidurus semitaeniatus*; T) *Tropidurus hispidus*.

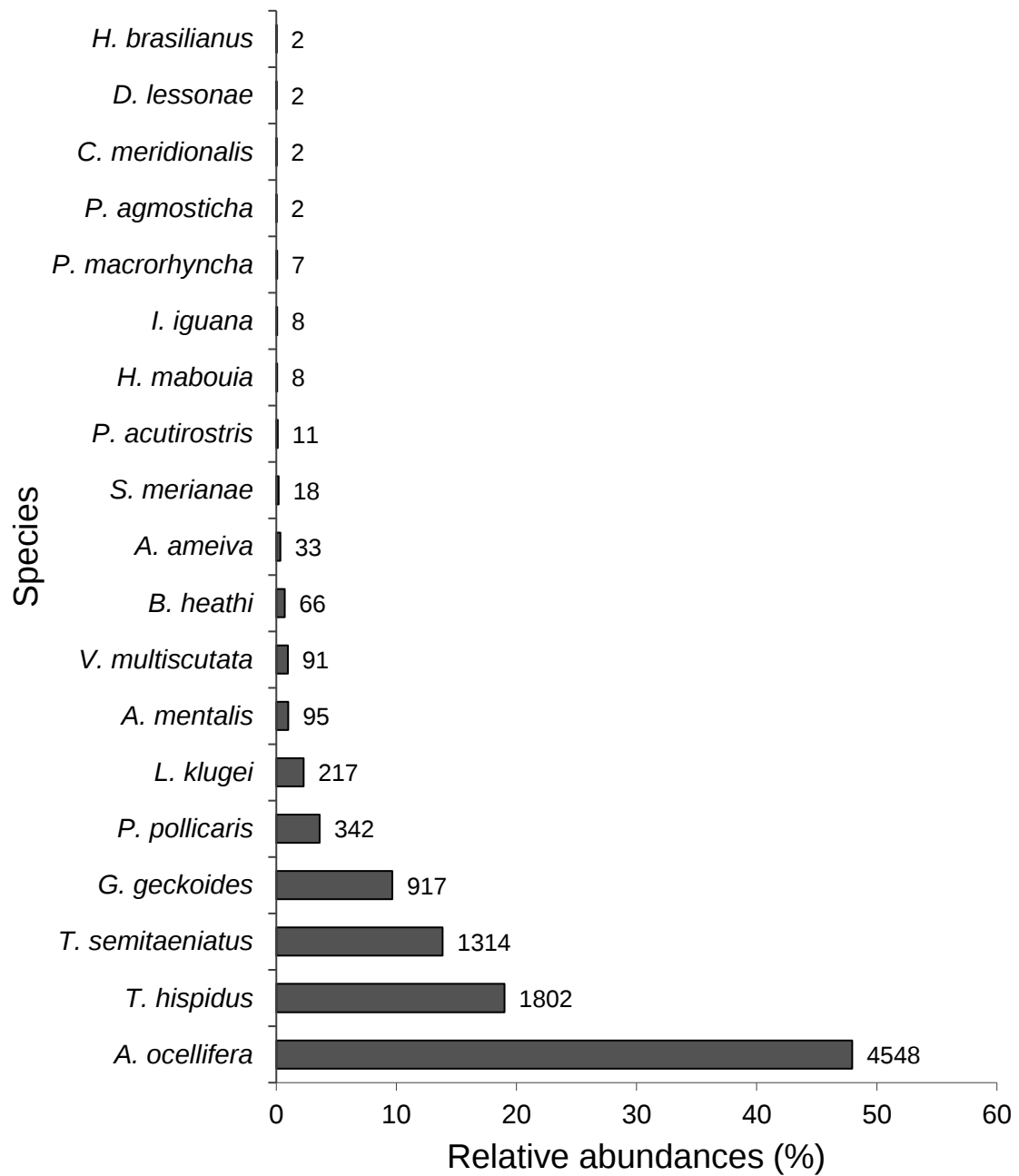


Figure 5. Relative and absolute abundances of the lizard species of the Alto Sertão region of Sergipe, Brazil (N = 9,485). The numbers next to the black bars refer to the absolute abundances of each species.

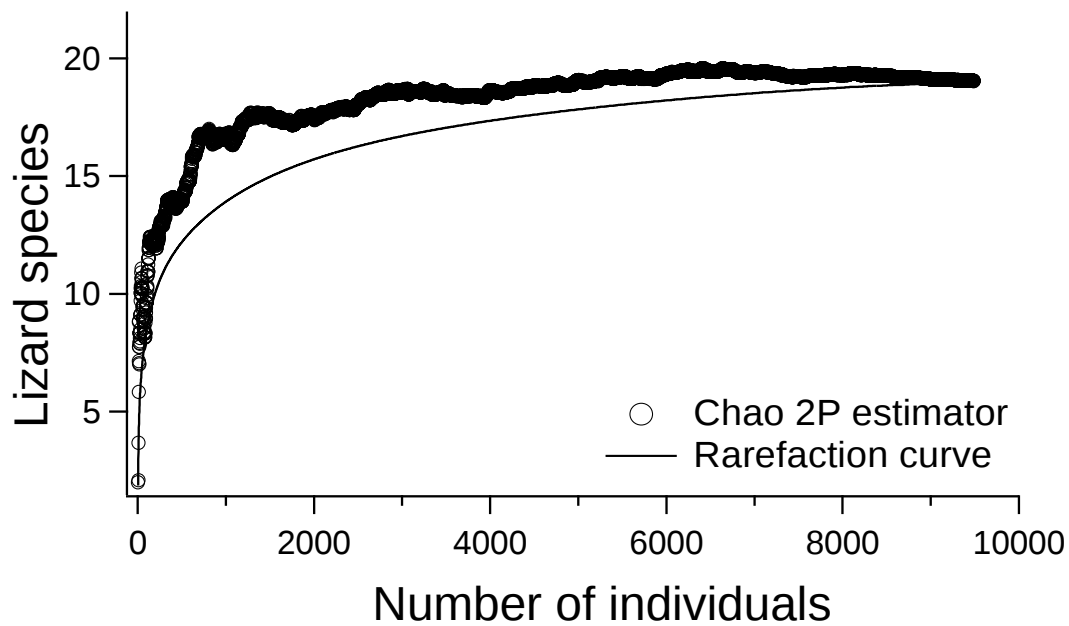


Figure 6. Individual-based rarefaction curve (line) and Chao2P species estimator (circles) for lizard species recorded in Alto Sertão region, Sergipe, Brazil.

DISCUSSION

The species richness observed in the Alto Sertão region of Sergipe (19) was higher than that from eight studies conducted in the Caatinga (Rodrigues, 1986; Vitt, 1995; Freire et al., 2009; Borges-Nojosa and Cascon, 2005; Garda et al., 2013; Cavalcanti et al., 2014; Magalhaes et al., 2015; Caldas et al., 2016b), which averaged 17 ± 1.30 lizard species. We highlight PARNA Chapada Diamantina (15) that had a lower richness than our study (Magalhães et al., 2015), and Estação Ecológica Raso da Catarina (19) with an equal species richness as our study (Garda et al., 2013). However, the richness found in present study is lower than that recorded for the sand dunes of São Francisco river (30 species), PARNA Catimbau (24) and Araripe bioregion (21).

Although our sampling effort seemed adequate, other species could be registered with the addition of new sampling points (Cornell and Lawton, 1992). For example, *Psilops paeminus*

was previously recorded in Canindé de São Francisco (Delfim et al., 2006), but we did not record this species. Other species have also been observed in nearby locations and were not found in this study, such as *Tropidurus cocorobensis*, which occurs in sandy areas between Bahia and Pernambuco (Rodrigues, 2005) and *Micrablepharus maximiliani* whose type locality is the state of Sergipe and has a wide distribution in Caatinga (Rodrigues, 1996; Moura et al., 2010).

The lizards *A. ocellifera*, *T. hispidus* and *T. semitaeniatus* were predominant in the study area. These species are widely distributed throughout Caatinga, and *A. ocellifera* may also occur in coastal Restingas, being more common in open areas, occupying sandy soils and high insolation (Vitt, 1995; Werneck et al., 2009; Oliveira et al., 2015). *Tropidurus hispidus* is widely distributed throughout Caatinga, Cerrado and Restingas. It is considered an habitat-generalist and can be found in rock surfaces, forest edges, tree trunks, fences, walls, among other substrates (Rodrigues, 1987; Vitt et al., 1997; Van-Sluys et al., 2004; Carvalho et al., 2005). Although, *T. semitaeniatus* is widespread in Caatinga, it has high fidelity to rocky microhabitats (Freitas and Silva, 2007; Gomes et al., 2015). Niche differences in microhabitat use, added to trophic and temporal differences, can be the main reason for the high abundances of these species, since smaller overlays can decrease the effect of the competition between them (Pianka, 1973; Giacomini, 2007).

Ten other species recorded in this study are also considered widely distributed in Caatinga, five with relictual distribution and one invasive species (Rodrigues, 2005). Among the widely distributed species is *Gymnodactylus geckoides*, which occurs extensively in Caatinga (Domingos et al., 2014). *Ameiva ameiva*, *Salvator merianae* and *Iguana iguana* occur in different vegetation types of Caatinga, including open and forested areas (Werneck and Colli, 2006). *Phyllopezus pollicaris*, *Polychrus acutirostris* and *Vanzosaura multiscutata* are distributed throughout the dry diagonal in South America, including the Caatinga, Cerrado and

Chaco (Vanzolini et al., 1980; Werneck and Colli, 2006; Delfim and Freire, 2007; Garda et al., 2012). *Brasiliscincus heathi* inhabits the central and peripheral zones of the Caatinga, it can also be found in Restingas and Cerrado (Vrcibradic and Rocha, 1996; Arzabe et al., 2005; Recoder and Nogueira, 2007). Lastly, *Hemidactylus brasiliensis* and *Lygodactylus klugei* are widely distributed in the Caatinga, but *H. brasiliensis* may still be only found in the neighboring environments such as the Atlantic Forest, Cerrado and Restingas and *L. klugei* is also found in SDTF enclaves in Cerrado (Werneck and Colli, 2006; Freitas and Silva, 2007; Couto-Ferreira et al., 2011; Freitas, 2014).

The species with relictual distribution in Caatinga were *Coleodactylus meridionalis*, *Diploglossus lessonae*, *Acratosaura mentalis*, *Psychosaura agmosticha* and *Psychosaura macrorhyncha* (Arzabe et al., 2005; Rodrigues et al., 2005). The first three are closely associated with forest environments (Rodrigues et al., 2005). This type of distribution may be related to the theory of Pleistocene refuges, which postulates that the decline of forests and expansion of xeric environments during the Quaternary promoted the isolation of these species locked into the relictual vegetation where they occurred previously (Vanzolini and Williams, 1981; Haffer, 1969; Vanzolini and Williams, 1970). Although, *P. agmosticha* and *P. macrorhyncha* also have relictual distribution, they are more associated with bromeliads, especially *Bromelia laciniosa* (Rodrigues, 2005).

The invasive species *Hemidactylus mabouia* dispersed from Africa and is widely distributed in Caribbean, South America and Florida (Vanzolini, 1978; Gamble et al., 2011). It is generally found in urban environment, but can also be found in several Brazilian environments (Rödder et al., 2008).

Finally, the lizard fauna of the Caatinga in Sergipe still poorly known when compared to other states that are also located in this environment (Rodrigues, 2005). Although recent studies have been made about ecological and geographical distribution of lizards, much work should

be carried out for achieving more knowledge of Caatinga's saurofauna. Therefore, we suggest that future research focus mainly on non-sampled areas, due to this prior knowledge of species distribution, so that more complex studies can be developed.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the Universidade Federal de Sergipe and the Universidade Federal da Paraíba for granting support and logistics for this work. We are also grateful to Department of Environment and Water Resources - SEMARH/SE and the Brazilian Institute of Environment and Renewable Natural Resources - IBAMA by conceding the collection licenses.

REFERENCES

- Ab'sáber, A.N. (1974): O domínio morfoclimático das caatingas brasileiras. São Paulo, Universidade de São Paulo, Instituto de Geografia.
- Ab'sáber, AN (1977): Os domínios morfoclimáticos na América do Sul: primeira aproximação. São Paulo, Universidade de São Paulo, Instituto de Geografia.
- Alvares, CA, Stape, JL, Sentelhas, PC, Moraes, G, Leonardo, J, Sparovek, G (2013): Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* **22**: 711-728.
- Amora, TD, Oliveira Silva, A, Conceição, BM, Hirakuri, VL, Santana, DO, Ferrari, SF (2014): Predation of *Phyllorhynchus pollicaris* by the common marmoset *Callithrix jacchus* in the Caatinga scrub of northeastern Brazil. *Herpetology Notes* **7**: 547-549.
- Andrade-Lima, D (1981): The caatingas dominium. *Revista Brasileira de Botânica* **4**: 149-153.
- Borges-Nojosa, DM, Cascon, P (2005): Herpetofauna da área da Reserva da Serra das Almas, Ceará. *In: Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga: suporte a estratégias*

- regionais de conservação, p. 244-258. Araújo, FSD, Rodal, MJN, Barbosa, MRDV, Eds., Brasília, Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas.
- Caldas, FLS, Santana, DO, Faria, RG, Bocchiglieri, A, Mesquita, DO (2016a): *Diploglossus lessona* Peracca, 1890 (Squamata: Anguidae): new records from northeast Brazil and notes on distribution. Check List **12**: 1982.
- Caldas, FLS, Costa, TB, Laranjeiras, DO, Mesquita, DO, Garda, AA (2016b): Herpetofauna of protected areas in the Caatinga V: Seridó Ecological Station (Rio Grande do Norte, Brazil). Check List **12**: 1929.
- Cardoso, DBOS, Queiroz, LP (2007): Diversidade de Leguminosae nas caatingas de Tucano, Bahia: implicações para a fitogeografia do semi-árido do Nordeste do Brasil. Rodriguésia **58**: 379-391.
- Carvalho, CM, Vilar, JC, Oliveira, FF (2005): Répteis e anfíbios. In: Parque Nacional Serra de Itabaiana – levantamento da biota, p. 9-14. Carvalho, CMD, Vilar, JC, Eds., São Cristóvão: UFS, Aracaju: IBAMA.
- Cavalcanti, LBQ, Costa, TB, Colli, GR, Costa, GC, França, FGR, Mesquita, DO, Palmeira, CNS, Pelegrin, N, Soares, AHB, Tucker, DB, Garda, AA (2014): Herpetofauna of protected areas in the Caatinga II: Serra da Capivara National Park, Piauí, Brazil. Check List **10**: 18-27.
- Colwell, RK (2006): EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples, version 9.1.0.
- Cornell, HV, Lawton, JH (1992): Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. Journal of Animal Ecology **61**: 1-12.

- Couto-Ferreira, D, TinôCo, MS, Oliveira, MLTD, Browne-Ribeiro, HC, Fazolato, CP, Silva, RMD, Barreto, GS, Dias, MA (2011): Restinga lizards (Reptilia: Squamata) at the Imbassaí Preserve on the northern coast of Bahia, Brazil. *Journal of Threatened Taxa* **3**: 1990-2000.
- De-Carvalho, CB, Santos, RA, Rocha, SM, Caldas, FLS, Freitas, EB, Silva, BD, Santana, DO, Faria, RG (2012): *Gymnodactylus geckoides* (Naked-toed Gecko): Predation. (Natural History Notes). *Herpetological Bulletin* **121**: 41-43.
- Delfim, FR, Gonçalves, EM, Silva, ST (2006): Squamata, Gymnophthalmidae, *Psilophthalmus paeminosus*: Distribution extension, new state record. *Check List* **2**: 89-92.
- Delfim, FR, Freire, EMX (2007): Os lagartos Gimnoftalmídeos (Squamata: Gymnophthalmidae) do Cariri Paraibano e do Seridó do Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil: considerações acerca da distribuição geográfica e ecologia. *Oecologia Australis* **11**: 365-382.
- Domingos, FMCB, Bosque, RJ, Cassimiro, J, Colli, GR, Rodrigues, MT, Santos, MG, Beheregaray, LB (2014): Out of the deep: cryptic speciation in a Neotropical gecko (Squamata, Phyllodactylidae) revealed by species delimitation methods. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **80**: 113-124.
- Fernandes, A (2006): Fitogeografia brasileira: províncias florísticas. Fortaleza, Realce Editora e Indústria Gráfica.
- Ferreira, AS, Silva, AO, Conceição, BM, Cardoso, DS, Santos, P (2014): Predation on *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae) by *Acanthoscurria natalensis* (Aranea: Theraphosidae) in the semiarid Caatinga region of northeastern Brazil. *Herpetology Notes* **7**: 501-503.
- Ferreira, AS, Silva, AO, Conceicao, BM, Faria, RG (2017): The diet of six species of lizards in an area of Caatinga, Brazil. *Herpetological Journal* **26**: 151-160.

- Freire, EMX, Sugliano, GOS, Kolodiuk, MF, Ribeiro, LB, Maggi, BDS, Rodrigues, LS, Vieira, WLS, Falcão, ACGP (2009): Répteis squamata das caatingas do Seridó do Rio Grande do Norte e do Cariri da Paraíba: síntese do conhecimento atual e perspectivas. *In: Recursos naturais das caatingas: uma visão multidisciplinar*, p. 51-84. Freire, EMX, Ed., Natal, EDUFRN.
- Freitas, MA, Silva, TFS (2007): A herpetofauna das caatingas e áreas de altitudes do Nordeste Brasileiro. Pelotas, USEB.
- Freitas, MA (2014): Squamate reptiles of the Atlantic Forest of northern Bahia, Brazil. *Check List* **10**: 1020-1030.
- Galvão, ACF (2005): Relatório final: grupo de trabalho interministerial para redelimitação do semi-árido nordestino e do polígono das secas. Brasília, Ministério da Integração Nacional.
- Gamble, T, Bauer, AM, Colli, GR, Greenbaum, E, Jackman, TR, Vitt, LJ, Simons, AM (2011): Coming to America: multiple origins of New World geckos. *Journal of Evolutionary Biology* **24**: 231-244.
- Garda, AA, Costa, GC, França, FGR, Giugliano, LG, Leite, GS, Mesquita, DO, Nogueira, C, Tavares-Bastos, L, Vasconcellos, MM, Vieira, GHC (2012): Reproduction, body size, and diet of *Polychrus acutirostris* (Squamata: Polychrotidae) in two contrasting environments in Brazil. *Journal of Herpetology* **46**: 2-8.
- Garda, AA, Costa, TB, Santos-Silva, CR, Mesquita, DO, Faria, RG, Conceição, BM, Silva, IRS, Ferreira, AS, Rocha, SM, Palmeira, CNS, Rodrigues, R, Ferrari, SF, Torquato, S (2013): Herpetofauna of protected areas in the Caatinga I: Raso da Catarina Ecological Station (Bahia, Brazil). *Check List* **9**: 405-414.
- Giacomini, HC (2007): Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. *Oecologia Brasiliensis* **11**: 521-543.

- Gomes, FFA, Caldas, FLS, Santos, RA, Silva, BD, Santana, DO, Rocha, SM, Ferreira, AS, Faria, RG (2015): Patterns of space, time and trophic resource use by *Tropidurus hispidus* and *T. semitaeniatus* in an area of Caatinga, northeastern Brazil. *Herpetological Journal* **25**: 27-39.
- Gouveia, SF, Gomes, FFA, Silva, BD, Faria, RG (2010): *Cnemidophorus ocellifer* (Spix's Whiptail). Use of scorpions as prey in an unstable environment. *Herpetological Review* **41**: 74-75.
- Haffer, J (1969): Speciation in Amazonian forest birds. *Science* **165**: 131-137.
- Heyer, WR, Junca, FA (2003): *Leptodactylus caatingae*, a new species of frog from eastern Brazil (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). *Proceedings Biological Society of Washington* **116**: 317-329.
- Lopez, LCS, Fracasso, MPA, Mesquita, DO, Palma, ART, Riul, P (2012): The relationship between percentage of singletons and sampling effort: a new approach to reduce the bias of richness estimates. *Ecological Indicators* **14**: 164-169.
- Magalhães, FM, Loebmann, D, Kokubum, MNC, Haddad, CFB, Garda, AA (2014): A new species of *Pseudopaludicola* (Anura: Leptodactylidae: Leiuperinae) from northeastern Brazil. *Herpetologica* **70**: 77-88.
- Magalhães, FM, Laranjeiras, DO, Costa, TB, Juncá, FA, Mesquita, DO, Röhr, DL, Silva, WP, Vieira, GHC, Garda, AA (2015): Herpetofauna of protected areas in the Caatinga IV: Chapada Diamantina National Park, Bahia, Brazil. *Herpetology Notes* **261**: 243-261.
- Mesquita, DO, Costa, GC, Garda, AA, Delfim, FR (2017): Species composition, biogeography and conservation of Caatinga lizards. *In: Caatinga: the Largest Tropical Dry Forest Region in South America*, p. 151-180. Silva, JMC, Leal, IR, Tabarelli, M, Eds., Cham, Springer.
- Mikalauskas, JS, Santana, DO, Ferrari, SF (2017): Lizard predation *Tropidurus hispidus* (Squamata, Tropiduridae) by false coral snake *Oxyrhopus trigeminus* (Squamata,

- Dipsadidae) in the Caatinga, in northeastern Brazil. *Pesquisa e Ensino em Ciências Exatas e da Natureza* **1**: 60-67.
- MMA (2018): Governo Federal do Brasil. Available at: <http://www.mma.gov.br/biomas/caatinga>. Last accessed on 20 januray 2018.
- Moura, MR, Dayrell, JS, São-Pedro, VA (2010): Reptilia, Gymnophthalmidae, *Micrablepharus maximiliani* (Reinhardt and Lutken, 1861): Distribution extension, new state record and geographic distribution map. *Check List* **6**: 419-426.
- Moura, LOG, Machado, CMS, Conceição, BM, Silva, AO, Santana, AF, Faria, RG (2015): Predation of *Ameivulla ocellifera* (Teiidae) by (Scholopendridae: *Scolopendra* sp.) in the vegetation of the Caatinga biome, northeastern Brazil. *Herpetology Notes* **8**: 389-391.
- Nimer, E (1972): Climatologia da região Nordeste do Brasil. Introdução à Climatologia Dinâmica. *Revista Brasileira de Geografia* **34**: 03-51.
- Oliveira, EF, Gehara, M, São-Pedro, VA, Chen, X, Myers, EA, Burbrink, FT, Mesquita, DO, Garda, AA, Colli, GR, Rodrigues, MT (2015): Speciation with gene flow in whiptail lizards from a Neotropical xeric biome. *Molecular Ecology* **24**: 5957-5975.
- Pennington, RT, Lavin, M, Prado, DE, Pendry, CA, Pell, SK, Butterworth, CA (2004): Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. Biological Sciences* **359**: 515-537.
- Pianka, ER (1973): The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **4**: 53-74.
- Prado, DE (2003): As caatingas da América do Sul. *In*: *Ecologia e conservação da Caatinga*, p. 3-73. Leal, IR, Tabarelli, M, Silva, JMC, Eds., Recife, Editora Universitária da UFPE.
- Recoder, R, Nogueira, C (2007): Composição e diversidade de répteis Squamata na região sul do Parque Nacional Grande Sertão Veredas, Brasil central. *Biota Neotropica* **7**: 267-278.

- Rodal, MJN, Sampaio, EVSB, Figueiredo, MA (2013): Manual sobre métodos de estudo florístico e fitossociológico: ecossistema caatinga. Brasília, Sociedade Botânica do Brasil.
- Rödger, D, Solé, M, Böhme, W (2008): Predicting the potential distributions of two alien invasive Housegeckos (Gekkonidae: *Hemidactylus frenatus*, *Hemidactylus mabouia*). North-Western. Journal of Zoology **4**: 236-246.
- Rodrigues, MT (1986): Uma nova espécie do gênero *Phyllopezus* de Cabaceiras: Paraíba: Brasil; com comentários sobre a fauna de lagartos da área (Sauria, Gekkonidae). Papéis Avulsos de Zoologia **36**: 237-250.
- Rodrigues, MT (1987): Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). Arquivos de Zoologia **31**: 105-230.
- Rodrigues, MT (1991): Herpetofauna das dunas interiores do Rio São Francisco, Bahia, Brasil. 1: Introdução a área e descrição de um novo gênero de Microteiídeos (*Calyptommatus*) com notas sobre sua ecologia, distribuição e especiação (Sauria, teiidae). Papéis Avulsos de Zoologia **37**: 285-320.
- Rodrigues, MT (1996): Lizards, snakes, and amphisbaenians from the quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. Journal of Herpetology **30**: 513-523.
- Rodrigues, MT (2000): A new species of *Mabuya* (Squamata: Scincidae) from the semiarid caatingas of northeastern Brazil. Papéis Avulsos de Zoologia **41**: 313-328.
- Rodrigues, MT (2005): Herpetofauna da Caatinga. In: Ecologia e conservação da Caatinga, p. 181-236. Leal, IR, Tabarelli, M, Silva, JMC, Eds., Recife, Editora Universidade UFPE.
- Rodrigues, MT, Freire, EMX, Pellegrino, KCM, Sites Jr, JW (2005): Phylogenetic relationships of a new genus and species of microteiid lizard from the Atlantic forest of north-eastern Brazil (Squamata, Gymnophthalmidae). Zoological Journal of the Linnean Society **144**: 543-557.

- Ross, JLS (2006): Ecogeografia do Brasil: subsídios para planejamento ambiental. São Paulo, Oficina de Textos.
- Sá, IB, Riché, GR, Fotius, GA (2004): As paisagens e o processo de degradação do semi-árido nordestino. *In: Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação*, p. 17-36. Silva, JMC, Tabarelli, M, Fonseca, MTD, Lins, LV, Eds., Brasília, Ministério do Meio Ambiente/ Universidade Federal de Pernambuco.
- Santana, DO, Faria, RG, Ribeiro, ADS, Oliveira, ACF, Souza, BB, Oliveira, DG, Santos, EDS, Soares, FAM, Gonçalves, FB, Calasans, HCM, Vieira, HS, Cavalcante, JG, Marteis, LS, Aschoff, LS, Rodrigues, LC, Xavier, MCT, Santana, MM, Soares, NM, Figueiredo, PMFG, Barreto, SSB, Franco, SC, Rocha, SM (2011): Utilização do microhabitat e comportamento de duas espécies de lagartos do gênero *Tropidurus* numa área de Caatinga no Monumento Natural Grota do Angico. *Scientia Plena* **7**: 1-9.
- Santos, AF, Andrade, JA (1992): Caracterização e delimitação do semiárido sergipano. Aracaju, CNPq/UFS.
- Silveira, LF, Beisiegel, BM, Curcio, FF, Valdujo, PH, Dixo, M, Verdade, VK, Mattox, GMT, Cunningham, PTM (2010): Para que servem os inventários de fauna? *Estudos Avançados* **24**: 173-207.
- Sousa-Souto, L, Almeida, RPS, Ambroggi, BG, Reis, YT, Faria, RG (2016): *Tropidus hispidus* (Peter's Lava Lizard). Ant-lizard commensalism. *Herpetological Review* **47**: 141.
- Tabarelli, M, Vicente, A (2004): Conhecimento sobre plantas lenhosas da Caatinga: lacunas geográficas e ecológicas. *In: Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação*, p. 101-111. Silva, JMC, Tabarelli, M, Fonseca, MT, Lins, LV, Eds., Brasília, Ministério do Meio Ambiente.

- Trovão, DMBM, Fernandes, PD, Andrade, LA, Neto, JD (2007): Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* **11**: 307-311.
- Van-Sluys, M, Rocha, CFD, Vrcibradic, D, Galdino, CaB, Fontes, AF (2004): Diet, activity, and microhabitat use of two syntopic *Tropidurus* species (Lacertilia: Tropiduridae) in Minas Gerais, Brazil. *Journal of Herpetology* **38**: 606-611.
- Vanzolini, PE, Williams, EE (1970): South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia* **19**: 1-176.
- Vanzolini, PE (1978): On South American *Hemidactylus* (Sauria, Gekkonidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* **31**: 307-343.
- Vanzolini, PE, Ramos-Costa, AMM, Vitt, LJ (1980): Répteis das caatingas. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências.
- Vanzolini, PE, Williams, EE (1981): The vanishing refuge: a mechanism for ecogeographic speciation. *Papéis Avulsos de Zoologia* **34**: 251-255.
- Velloso, AL, Sampaio, EVSB, Pareyn, FGC (2002): Ecorregiões propostas para o Bioma Caatinga. Recife, Associação Plantas do Nordeste, Instituto de Conservação Ambiental.
- Vitt, LJ (1995): The ecology of tropical lizards in the Caatinga of Northeast Brazil. Norman, Oklahoma, Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma.
- Vitt, LJ, Caldwell, JP, Zani, PA, Titus, TA (1997): The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **94**: 3828-3832.
- Vrcibradic, D, Rocha, CFD (1996): Ecological differences in tropical sympatric skinks (*Mabuya macrorhyncha* and *Mabuya agilis*) in southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* **30**: 60-67.

- Werneck, FP, Colli, GR (2006): The lizard assemblage from Seasonally Dry Tropical Forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic Arc. *Journal of Biogeography* **33**: 1983-1992.
- Werneck, FP, Colli, GR, Vitt, LJ (2009): Determinants of assemblage structure in Neotropical dry forest lizards. *Austral Ecology* **34**: 97-115.
- Werneck, FP (2011): The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews* **30**: 1630-1648.
- Werneck, FP, Costa, GC, Colli, GR, Prado, DE, Sites Jr, JW (2011): Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* **20**: 272-288.

APPENDIX

Vouche list. One voucher per locality is provided for each species.

Acratosaura mentalis: Canindé de São Francisco (CHUFPB19434); Monte Alegre de Sergipe (CHUFPB12013); Porto da Folha (CHUFPB18994); Poço Redondo (CHUFPB18110). *Ameiva ameiva*: Monte Alegre de Sergipe (CHUFPB12046); Porto da Folha (CHUFPB19485); Poço Redondo (CHUFPB19426). *Ameivula ocellifera*: Canindé de São Francisco (CHUFPB17941); Monte Alegre de Sergipe (CHUFPB14432); Nossa Senhora da Glória (CHUFPB14502); Porto da Folha (CHUFPB18767); Poço Redondo (CHUFPB17688). *Brasiliscincus heathi*: Canindé de São Francisco (CHUFPB19366); Monte Alegre de Sergipe (CHUFPB12018); Porto da Folha (CHUFPB18997); Poço Redondo (CHUFPB19378). *Coleodactylus meridionalis*: Monte Alegre de Sergipe (CHUFPB12044); Porto da Folha (CHUFPB19378). *Diploglossus lessonae*: Monte Alegre de Sergipe (CHUFPB12049). *Gymnodactylus geckoides*: Canindé de São Francisco (CHUFPB16332); Monte Alegre de Sergipe (CHUFPB11989); Porto da Folha

(CHUFPB19127); Poço Redondo (CHUFPB16441). *Hemidactylus brasiliensis*: Canindé de São Francisco (CHUFPB19403); Poço Redondo (CHUFPB19416). *Hemidactylus mabouia*: Canindé de São Francisco (CHUFPB19439); Monte Alegre de Sergipe (CHUFPB12054). *Iguana iguana*: Monte Alegre de Sergipe (CHUFPB12076); Porto da Folha (CHUFPB19429); Poço Redondo (CHUFPB19427). *Lygodactylus klugei*: Canindé de São Francisco (CHUFPB19160); Monte Alegre de Sergipe (CHUFPB12041); Nossa Senhora da Glória (CHUFS-C509); Porto da Folha (CHUFPB19440); Poço Redondo (CHUFPB19178). *Phyllopezus pollicaris*: Canindé de São Francisco (CHUFPB18582); Porto da Folha (CHUFPB18656); Poço Redondo (CHUFPB18679). *Polychrus acutirostris*: Poço Redondo (CHUFPB19428). *Psychosaura macrorhyncha*: Monte Alegre de Sergipe (CHUFPB12071). *Salvator merianae*: Poço Redondo (CHUFPB19419). *Tropidurus hispidus*: Canindé de São Francisco (CHUFPB18428); Monte Alegre de Sergipe (CHUFPB11915); Nossa Senhora da Glória (CHUFPB11953); Porto da Folha (CHUFPB18334); Poço Redondo (CHUFPB19465). *Tropidurus semitaeniatus*: Canindé de São Francisco (CHUFPB18224); Monte Alegre de Sergipe (CHUFPB11963); Porto da Folha (CHUFPB18359); Poço Redondo (CHUFPB18160). *Vanzosaura multiscutata*: Canindé de São Francisco (CHUFPB19285); Monte Alegre de Sergipe (CHUFPB12032); Nossa Senhora da Glória (CHUFPB12036); Porto da Folha (CHUFPB19383); Poço Redondo (CHUFPB19234).

CAPÍTULO II

Estrutura da taxocenose de lagartos em uma área de Caatinga de Sergipe: efeito ecológico, histórico ou estocástico?

Stéphanie M Rocha^{1*} e Daniel O Mesquita^{1,2}

¹ Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Federal da Paraíba, Cidade Universitária, CEP 58059-900, João Pessoa - PB, Brasil

² Universidade Federal da Paraíba, Centro de Ciências Exatas e da Natureza – Campus I, Departamento de Sistemática e Ecologia, Cidade Universitária, CEP 58059-900, João Pessoa - PB, Brasil

* Corresponding author. Email: menezes_stephanie@hotmail.com

Estrutura da taxocenose de lagartos em uma área de Caatinga de Sergipe: efeito ecológico, histórico ou estocástico?

Resumo. Neste estudo analisamos a estrutura da taxocenose de lagartos em uma área de Caatinga do município de Canindé, nordeste do Brasil. Avaliamos os parâmetros dessa estrutura no que se refere à sua composição, riqueza, abundância de espécies, utilização do espaço, dieta e morfometria. Além disso, testamos a hipótese de presença de estrutura (ecológica e histórica) para os parâmetros espaciais, alimentares e morfológicos. Inventariamos 13 espécies de lagartos, pertencentes a sete famílias. *Tropidurus hispidus* e *Ameivula ocellifera* foram as espécies mais abundantes e as que apresentaram maiores amplitudes de nicho espacial e trófico. Verificamos também, através da análise de pseudocomunidades e da Análise Filogenética de Componentes Principais, que a taxocenose encontra-se estruturada quanto ao uso dos recursos espaciais e tróficos, sendo os seus padrões influenciados tanto por fatores ecológicos, mais proeminentes, quanto históricos. Por fim, em relação ao eixo morfométrico, encontramos um efeito conjunto e equilibrado entre a ecologia e a filogenia. Assim, diante dos resultados encontrados, sugerimos que a taxocenose estudada pode estar sob forte pressão competitiva, o que seria esperado em ambientes de caatinga, visto a grande variabilidade nas condições ambientais nesses locais e a consequente oscilação na oferta de recursos para os lagartos.

Palavras-chave: nicho espacial, nicho alimentar, nicho morfométrico, Floresta Tropical Sazonalmente Seca (FTSS), Brasil.

INTRODUÇÃO

Taxocenoses são constituídas por um subconjunto de espécies filogeneticamente próximas pertencentes a uma mesma comunidade (Pianka, 1973). A sua estrutura, então, compreenderá as formas pelas quais os seus membros interagem entre si e com o ambiente, de forma que ela será considerada estruturada quando o uso dos recursos disponíveis ocorrerem de forma não aleatória (Winemiller & Pianka, 1990; Gotelli, 2001; Magurran, 2005).

Uma questão central no estudo da estrutura de taxocenoses é o entendimento dos processos responsáveis pela sua formação e manutenção num dado espaço geográfico, ou seja, como e por que ocorrem variações nas suas composições, riquezas e abundâncias de espécies, utilização dos recursos disponíveis e interações inter e intraespecíficas (Magurran, 2005; Werner *et al.*, 2007). Fatores ecológicos contemporâneos (estrutura ecológica) e históricos (estrutura histórica) têm sido apontados como responsáveis por tal variação (Vitt & Vangilder, 1983; Webb *et al.*, 2002; Mesquita *et al.*, 2006b; HilleRisLambers *et al.*, 2012).

Do ponto de vista ecológico, a competição tradicionalmente é identificada como o fator determinante (Pianka, 1973; Vitt *et al.*, 1999). Porém, estudos recentes demonstram que ela nem sempre pode ser o processo primário estruturador das taxocenoses, mas sim dois mecanismos revistos na teoria da coexistência moderna: as diferenças de nicho (mecanismos estabilizadores) e as diferenças de aptidão relativas (mecanismos equalizadores – Chesson, 2000; Mayfield & Levine, 2010). No primeiro, as próprias espécies se limitam através da partilha de recursos, hospedeiros naturais, entre outros. No segundo, as diferenças entre as espécies predizem a competição, na ausência da estabilização de nicho. Assim, uma maior diversidade seria esperada quando os processos de estabilização fossem maiores que os de aptidão, pois isto preveniria a exclusão competitiva de concorrentes inferiores por competidores superiores (HilleRisLambers *et al.*, 2012).

Já do ponto de vista histórico, a diversidade e co-ocorrência dos grupos de espécies podem ser afetadas por eventos integrados, acumulados ao longo do tempo e herdados pelas mesmas (Pearson & Juliano, 1993; Colston *et al.*, 2010). Evidências da ação dessa força seriam encontradas a partir da falta de divergência em traços ecológicos (*e.g.* uso do microhabitat e dieta) entre espécies pertencentes a uma mesma linhagem, independente dos fatores ecológicos e das pressões ambientais que existam nas taxocenoses em que residem (Mesquita *et al.*, 2007; Losos, 2008; Pillar *et al.*, 2009). Por exemplo, um estudo envolvendo mais de 180 espécies de lagartos de quatro continentes demonstrou que os padrões atuais de dieta surgiram no início da história evolutiva dos grandes clados (Vitt & Pianka, 2005).

Por sua vez, a Caatinga brasileira, uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca (FTSS) ocorrente no Nordeste do país e na porção norte do estado de Minas Gerais, é um excelente laboratório para estudos de estrutura de taxocenoses de lagartos, pois suas características meteorológicas (*e.g.* alta radiação solar, elevada temperatura média anual e baixa umidade relativa do ar), associadas a imprevisibilidade de eventos catastróficos (*e.g.* longos períodos de estiagem e trovoadas) acabam por modelar a vida vegetal e animal neste ambiente (Nimer, 1972; Chiang & Koutavas, 2004; Leal *et al.*, 2005). No entanto, a maioria dos estudos desenvolvidos na Caatinga são principalmente de descrição e listagem de espécies (Amaral, 1933; Vanzolini, 1953; Carranza & Arnold, 2006; Pedrosa *et al.*, 2014; Caldas *et al.*, 2016), sendo menos numerosos os estudos sobre história natural dos lagartos (Vitt & Colli, 1994; Rodrigues, 1996); partilha de recursos e padrões de estruturação das suas taxocenoses (Vitt, 1995; Pellegrino *et al.*, 2001; Rocha & Rodrigues, 2005; Gomes *et al.*, 2015).

Diante do exposto, nosso objetivo é analisar a estrutura de uma taxocenose de lagartos em uma área de caatinga no município de Canindé de São Francisco, Sergipe. Analisamos os parâmetros dessa estrutura no que se refere à sua composição, riqueza, abundância de espécies, utilização do espaço, dieta e morfometria. Além disso, testamos a hipótese de presença de

estrutura (ecológica e histórica) para os parâmetros espaciais e alimentares. Caso nossos resultados demonstrem maior influência ecológica, fatores contemporâneos (ex. competição, predação) serão determinantes para os padrões observados, do contrário, o conservantismo de nicho será mais influente na taxocenose.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo – o estudo foi realizado na Fazenda Jerimum (9°38'58.44"S, 37°44'5.50"W), localizada às margens do Rio São Francisco, no município de Canindé de São Francisco, Sergipe, Brasil (Fig. 1). A fazenda possui uma área de aproximadamente 1600 ha, sendo caracterizada por contínuos de vegetação de caatinga arbustiva-arbórea, com presença de cactáceas, e locais com grandes extensões de solo totalmente cobertos por bromeliáceas. O seu relevo é principalmente ondulado, cortado por vales estreitos com vertentes dissecadas (Sá *et al.*, 2004). O clima local é árido, limitado por espaços semi-áridos (BShn, segundo a classificação de Köppe), com altas temperaturas médias anuais (26°C a 28°C) e uma precipitação média de 500 mm ao ano (Trovão *et al.*, 2007; Rodal *et al.*, 2013). O regime pluviométrico é irregular, com um curto período chuvoso (geralmente de abril a agosto), seguido de uma estação seca de aproximadamente oito meses.

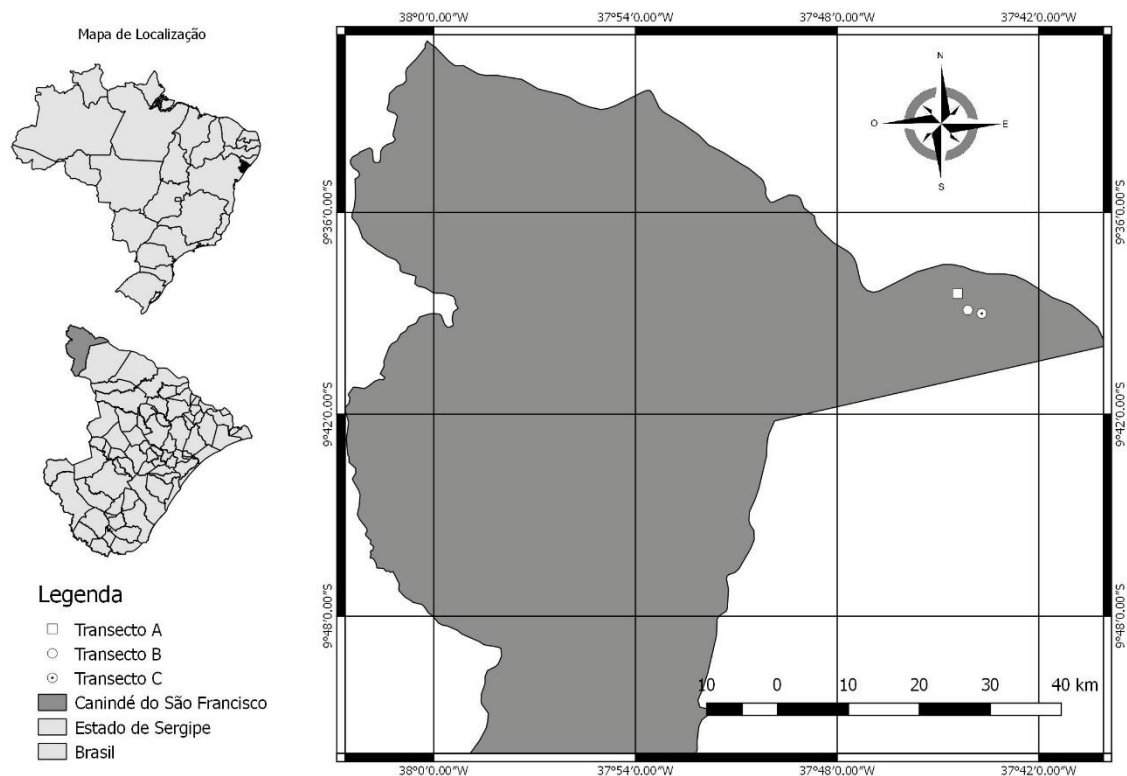


Figura 1. Do lado esquerdo no canto superior, mapa do Brasil destacando o Estado de Sergipe (em preto) e no inferior o Município de Canindé do São Francisco (cinza escuro). Do lado direito a localização dos transectos amostrados no referido município.

Delineamento amostral – realizamos duas expedições para nossa área de estudo, uma na estação seca (entre 4 de setembro e 3 de outubro de 2015) e outra na estação chuvosa (entre 2 de junho a 1 de julho de 2016), totalizando 60 dias de amostragem. Os lagartos foram amostrados através de armadilhas de interceptação e queda (*pitfall traps*) e busca ativa. Para o primeiro método, foram instaladas 24 armadilhas, divididas igualmente ao longo de três transectos (Fig. 1 e 2) e distribuídas nesses locais com uma distância mínima de 20 m entre si. Cada armadilha era composta por quatro baldes de 20 litros, dispostos em forma de “Y”, enterrados no nível do solo e interligados por cercas-guia de cinco metros de comprimento, fixadas em estacas de madeira. As armadilhas permaneceram abertas do primeiro ao último dia de coleta e foram revisadas todos os dias para evitar a morte dos animais. Já na busca ativa, foram realizadas vistorias diurnas e noturnas em trilhas aleatórias onde ocorriam os microhabitats utilizados

pelos lagartos, totalizando 66 horas de esforço amostral. Por fim, para cada lagarto avistado, capturado e/ou coletado foram tomadas informações referentes à data, ponto de captura, identificação da espécie e substrato ocupado no momento do avistamento. Quando possível e de acordo com a autorização concedida pelo SISBIO-ICMBio (nº 48122-2), foram coletados 50 indivíduos de cada espécie por estação para análise da dieta. Esses lagartos foram sacrificados por dosagens altas de anestésicos (Lidocaína 2%), fixados (solução de formol a 10%), conservados em álcool (70%) e posteriormente tombados na Coleção Herpetológica da Universidade Federal da Paraíba (CHUFPB). Os demais espécimes capturados foram marcados, por amputação sistemática de artelhos, e devolvidos ao local mais próximo possível da captura. Além disso, lagartos recapturados foram soltos logo após a sua identificação e não foram contabilizados nas análises estatísticas.

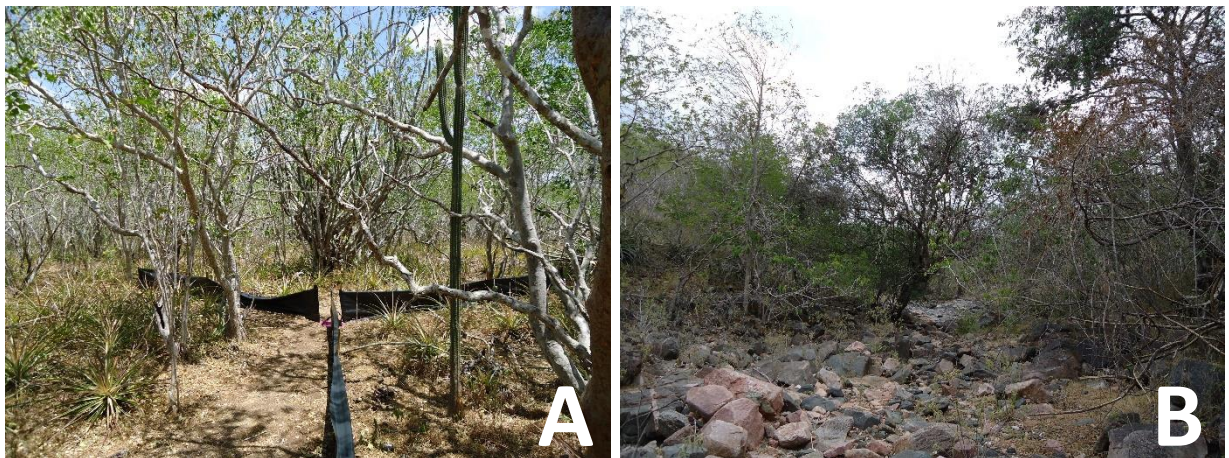


Figura 2. Caatinga arbustiva-arbórea (A) e afloramento rochoso (B) da Fazenda Jerimum, Canindé do São Francisco, Sergipe, Brasil.

Microhabitat – registramos os microhabitats utilizados pelos lagartos no momento do avistamento durante a busca ativa de acordo com as seguintes categorias: solo exposto (solo exposto, areia ou terra, sem folhiço), folhiço (solo coberto com folhiço ou serapilheira), árvore, associado à bromélia, tronco caído (tronco de árvores mortos caídos no solo) e rocha (superfície

ou fendas de rochas). Para a disponibilidade de microhabitats, a cada campanha, em cada uma das armadilhas de interceptação e queda, medimos algumas variáveis estruturais do habitat. Para isso, adotamos um densitômetro, construído com tubos de PVC, em forma de quadrado de 0,5 x 0,5 m, dividido em 25 quadrados menores e iguais (10 x 10 cm; Vitt, 2007). Este artefato foi lançado três vezes dentro de uma circunferência 5 m de raio, tomando como referência o balde central dos *pitfall traps*, e serviu para a obtenção das seguintes variáveis: (1) Proporção de área com folhio – estimada contabilizando o número de quadrados menores que estiveram preenchidos com pelo menos 50% de folhio; (2) Proporção de áreas com rochas; (3) Proporção de solo exposto (sem a presença de folhios ou de rochas). Além desses, a (4) Abundância total de árvores; o (5) Número total de bromélias e o (6) Número total de troncos (com comprimento maior que 1m e diâmetro mínimo de 6cm) também foram avaliados levando em consideração toda a circunferência.

Dieta – posteriormente, no laboratório, retiramos os estômagos dos espécimes coletados para avaliação dos seus conteúdos estomacais, sendo os itens alimentares identificados até o nível de ordem. As espécies com menos de três indivíduos coletados não foram avaliadas (*Brasiliscincus heathi* e *Hemidactylus brasilianus*). As presas encontradas inteiras foram contabilizadas e mensuradas quanto aos seus maiores comprimento (*c*) e largura (*l*) com auxílio de paquímetro digital (precisão 0,01 mm). O volume (*V*) foi estimado através da fórmula de um elipsóide:

$$V = \frac{4}{3}\pi \left(\frac{l}{2}\right)^2 \left(\frac{c}{2}\right)$$

As porcentagens volumétricas de cada categoria de presa para os estômagos agrupados por espécie (soma de todos os dados de dieta dos indivíduos de uma espécie) foram calculadas e utilizadas posteriormente nos cálculos de sobreposição de nicho. Finalmente, para avaliar a

contribuição relativa de cada categoria de presa e permitir comparações com outros trabalhos, calculamos o índice de valor de importância (IVI) para os estômagos agrupados:

$$IVI = \frac{(F\% + N\% + V\%)}{3}$$

onde: $F\%$ = porcentagem de ocorrência de presas; $N\%$ = porcentagem numérica das presas; $V\%$ = porcentagem volume de cada categoria de presa.

Morfometria – ainda em campo, medimos com o auxílio de um paquímetro (precisão de 0.01 mm) as seguintes variáveis morfométricas dos lagartos capturados e/ou coletados: comprimento rostro-cloacal (CRC), largura do corpo (no ponto mais largo - LCo), altura do corpo (no ponto mais alto - ACo), comprimento da cabeça (da ponta do focinho até a borda posterior da mandíbula - CCa), largura da cabeça (no ponto mais amplo do crânio - LCa), altura da cabeça (no seu ponto mais alto - ACa), comprimento do membro anterior (CMA), comprimento do membro posterior (CMP), comprimento da cauda (CCau) e comprimento da base da cauda (quando havia).

Análise dos dados – para avaliar nossa suficiência amostral construímos uma curva de acumulação de espécies, empregando 9.999 aleatorizações, baseada no número de espécimes capturados (Colwell, 2006). O estimador utilizado foi o Chao 2P, pois ele é robusto mesmo em amostragens menores (Lopez *et al.*, 2012). Calculamos as larguras de nicho espacial e alimentar através do inverso do índice de diversidade de Simpson (1949):

$$B = \frac{1}{\sum_{i=1}^n p_i^2}$$

onde: p é a proporção da categoria de microhabitat ou de presa i e n é o número de categorias de recursos adotados. O valor de B varia de 1 (uso exclusivo de um tipo de recurso) a n (uso

homogêneo de todos os tipos de recursos). Em seguida, calculamos as sobreposições de nicho (ϕ) na utilização do microhabitat e dieta entre as espécies usando a fórmula de sobreposição simétrica de Pianka (1973):

$$O_{jk} = \frac{\sum_i^n p_{ij}p_{ik}}{\sum_i^n p_{ij}^2 \sum_i^n p_{ik}^2}$$

onde p é a proporção da categoria de microhabitat ou de presa i ; n é o número de categorias de recursos adotados; j e k são as espécies de lagartos que estão sendo comparadas. Os lagartos que tiveram um tamanho amostral inferior a três indivíduos foram excluídos dos cálculos de largura e sobreposições de nicho. Em seguida, para verificar a presença de estrutura espacial e alimentar na taxocenose realizamos testes de presença de padrão não-aleatório de sobreposição de nichos através do “Niche Overlap Module” do programa EcoSim (Gotelli & Entsminger, 2010). Foram utilizadas as opções “Pianka’s niche overlap index”, “Radomization Algorithm 2” e “User defined”, sendo esta última empregada para inserir a disponibilidade de microhabitats, calculada a partir das variáveis estruturais do habitat, e a disponibilidade de presas, a qual calculamos através do volume total de presas consumidas por todas as espécies. Finalmente, para investigar o papel dos fatores contemporâneos e históricos nos padrões de uso do microhabitat, de dieta e da morfometria das espécies realizamos Análises Filogenéticas de Componentes Principais (Phylogenetic principal component analysis – pPCA; Jombart *et al.*, 2017), utilizando o pacote *adephylo* (Jombart *et al.*, 2017) do programa R. A filogenia utilizada para a construção da árvore filogenética da taxocenose está disponível em Pyron *et al.* (2013). Quando necessário, as variáveis foram log transformadas (na base 10) para satisfazer os requisitos de normalidade (Zar, 2009).

RESULTADOS

Riqueza e abundância de espécies – registramos 2051 lagartos pertencentes a 13 espécies de sete famílias (Gekkonidae: *Hemidactylus brasilianus*, *Hemidactylus mabouia* e *Lygodactylus klugei*; Gymnophthalmidae: *Acratosaura mentalis* e *Vanzosaura multiscutata*; Iguanidae: *Iguana iguana*; Mabuyidae: *Brasiliscincus heathi*; Phyllodactylidae: *Gymnodactylus geckoides* e *Phyllopezus pollicaris*; Teiidae: *Ameivula ocellifera* e *Salvator merianae*; Tropiduridae: *Tropidurus hispidus* e *Tropidurus semitaeniatus*). A curva de rarefação atingiu a assíntota e o estimador de diversidade apresentou um valor similar ao total de espécies encontradas, indicando baixa probabilidade de que novas espécies sejam coletadas com amostragens adicionais (Fig. 3). Por fim, duas únicas espécies foram responsáveis por mais da metade das ocorrências, sendo elas *T. hispidus* (29.99%) e *A. ocellifera* (26.82%; Fig. 4).

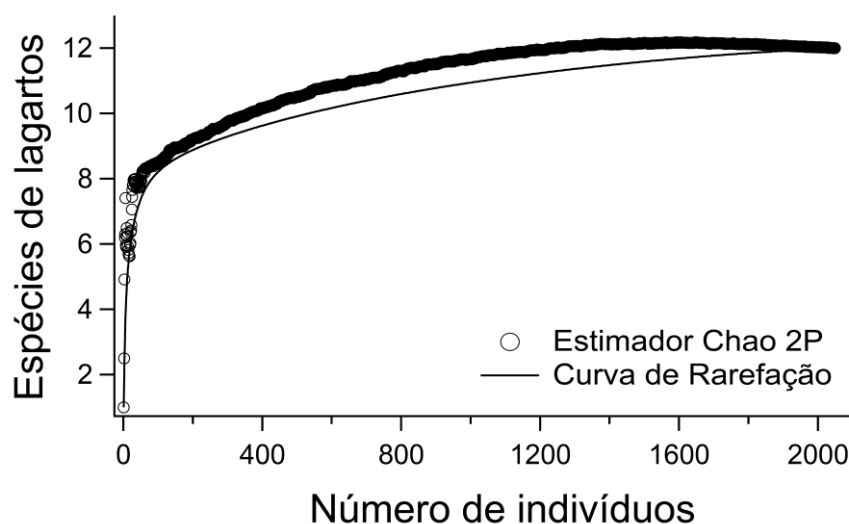


Figura 3. Curvas de acumulação de espécies (—) e curvas de rarefação (○) baseada no estimador Chao2P para lagartos com base no número de espécimes individuais registrados na Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco, Sergipe, Brasil.

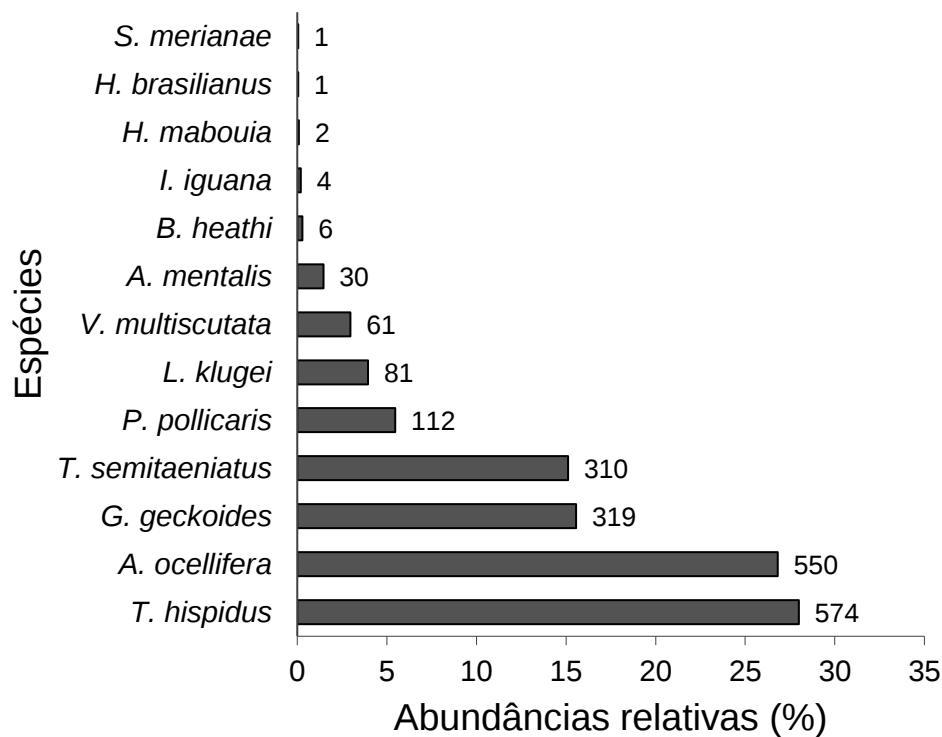


Figura 4. Abundâncias relativa e absoluta das espécies de lagartos da Fazenda Jerimum, Canindé do São Francisco, Sergipe, Brasil (N=2051). Os números próximos às barras pretas referem-se às abundâncias absolutas de cada espécie.

Microhabitat – as larguras de nicho (B) foram baixas para todas as espécies, variando de 1 em *I. iguana* e *L. klugei* a 2.53 em *A. ocellifera* (Tab. 1). Além disso, a largura média de nicho das espécies da taxocenose foi inferior ($B = 1.53$) a largura média de todas as espécies agrupadas ($B = 2.55$). A categoria de microhabitat folhoso foi mais utilizada por *G. geckoides* (76.92%; $n = 13$) e *A. ocellifera* (53.52%; $n = 71$), ao passo que *T. semitaeniatus* (98.52%; $n = 271$) e *T. hispidus* (65.41%; $n = 133$) estiveram mais associados à rocha. Finalmente, *P. pollicaris* (83.33%; $n = 90$) foi mais encontrado em árvores, microhabitat este, de uso exclusivo de *I. iguana* e *L. klugei* (100%; $n = 4$ e $n = 77$, respectivamente). As sobreposições de nicho (ϕ), por sua vez, variaram de 0 a 1, porém, em sua maioria, as espécies não compartilharam o microhabitat ($\phi = 0$). As maiores sobreposições foram observadas entre os lagartos arborícolas *I. iguana* e *L. klugei* ($\phi = 1$) e entre estes e a espécie *P. pollicaris* (*I. iguana* x *P. pollicaris*, $\phi = 0.99$; e *L. klugei* x *P. pollicaris*, $\phi = 0.99$; Tab. 2).

Tabela 1. Larguras de nicho espacial e alimentar das espécies de lagartos da taxocenose da Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco, Sergipe, Brasil. “-” representa dados ausentes para a espécie.

Espécies	Largura de nicho (microhabitat)	Largura de nicho (dieta)
<i>Acratosaura mentalis</i>	-	2.14
<i>Ameivula ocellifera</i>	2.53	6.26
<i>Gymnodactylus geckoides</i>	1.55	4.43
<i>Iguana iguana</i>	1.00	-
<i>Lygodactylus klugei</i>	1.00	4.60
<i>Phyllopezus pollicaris</i>	1.38	4.34
<i>Tropidurus hispidus</i>	2.19	5.99
<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	1.03	4.39
<i>Vanzosaura multiscutata</i>	-	2.10
Largura média das espécies	1.53	4.28
Largura média da taxocenose	2.55	9.43

Tabela 2. Valores de sobreposição de nicho espacial (preenchimento cinza) e alimentar (preenchimento branco) da taxocenose de lagartos da Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco, Sergipe, Brasil. Legenda: Am – *Acratosaura mentalis*; Ao – *Ameivula ocellifera*; Gg – *Gymnodactylus geckoides*; Ii – *Iguana iguana*; Lk – *Lygodactylus klugei*; Pp – *Phyllopezus pollicaris*; Th – *Tropidurus hispidus*; Ts – *Tropidurus semitaeniatus*; Vm – *Vanzosaura multiscutata*. “-” representa espécies que não foram amostradas.

	Am	Ao	Gg	Ii	Lk	Pp	Th	Ts	Vm
Am		-	-	-	-	-	-	-	-
Ao	0.34		0.08	0	0	0	0.02	<0.01	-
Gg	0.07	0.08		0	0	<0.01	0	0	-
Ii	-	-	-		1	0.99	0.09	0	-
Lk	0.17	0.13	0.21	-		0.99	0.09	0	-
Pp	0.23	0.07	0.34	-	0.06		0.09	0.02	-
Th	0.10	0.16	0.09	-	0.02	0.24		0.80	-
Ts	0.09	0.11	0.11	-	0.07	0.31	0.39		-
Vm	0.04	0.02	0.30	-	0.09	0.61	0.03	0.02	

Quanto à estrutura espacial, a análise de pseudocomunidades gerou uma média de sobreposição observada (0.17) significativamente menor que a simulada (0.29, $p < 0.000001$), mesmo quando retiradas as espécies raras ($n \leq 3$, *B. heathi*, *T. merianae*, *V. multiscutata*; índice de sobreposição observado = 0.20; índice de sobreposição simulado = 0.34; $p = 0.00037$),

indicando assim, estruturação na partilha dos recursos espaciais. Além disso, segundo a pPCA, a utilização do microhabitat pelos lagartos é mais influenciada por fatores ecológicos do que históricos (Valor do primeiro componente do eixo local: -1053.0; Valor do primeiro componente do eixo global: 443.8; Fig. 5). Em relação ao componente local (ecológico), o eixo positivo foi mais influenciado pela categoria árvore, sendo *L. klugei* e *I. iguana* mais associados a ele. Já o eixo negativo sofreu maior influência do uso de bromélia, chão aberto e folhoso, sendo as espécies *G. geckoides* e *A. ocellifera* as mais afetadas. Por fim, quando analisado o componente global (histórico), apenas os lagartos do gênero *Tropidurus* foram os que obtiveram elevados autovalores, estando sempre relacionados ao lado positivo do eixo, o qual representa a utilização histórica de rocha como microhabitat.

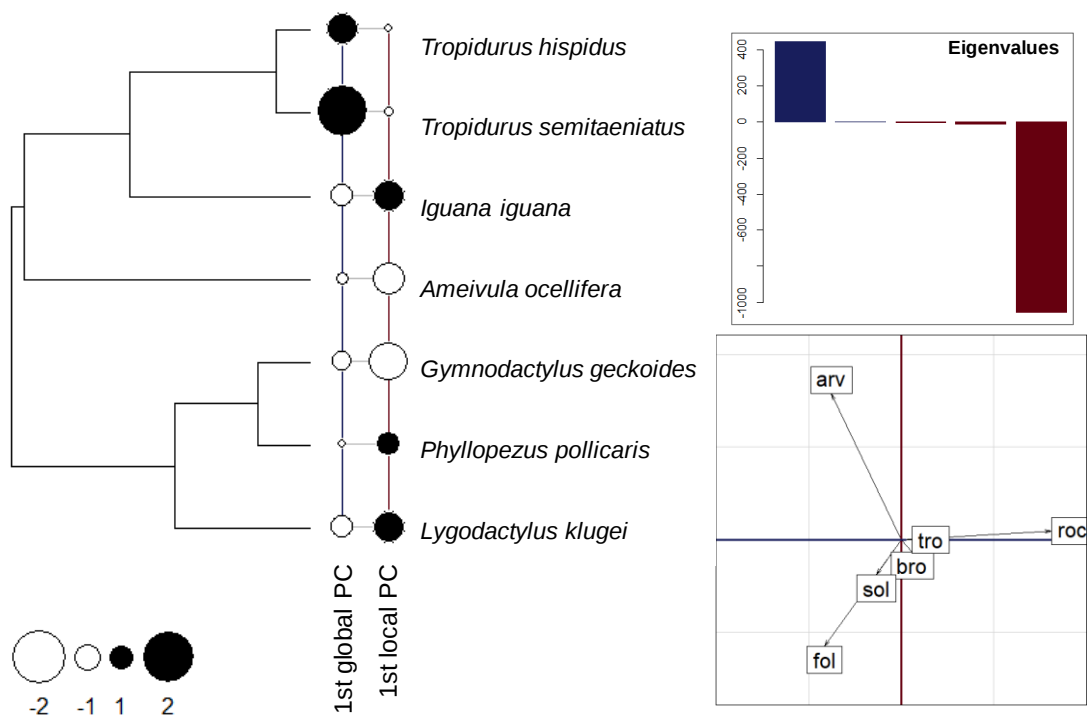


Figura 5. Análise Filogenética de Componentes Principais (pPCA) para os dados de microhabitat da taxocenose de lagartos da Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco, Sergipe, Brasil. À esquerda está a árvore filogenética construída para a taxocenose com o primeiro componente global e o primeiro componente local. Os escores negativos e positivos são indicados pelos círculos branco e preto, respectivamente. O tamanho do círculo é proporcional aos valores dos escores. À direita estão os loadings do primeiro componente global (azul) e local (vermelho). Legenda dos traços analisados: arv – árvore; bro – bromélia; sol – solo exposto; roc – rocha; fol – folhoso; tro – tronco caído.

Dieta – analisamos 494 estômagos de oito espécies de lagartos, sendo identificados 1396 itens alimentares (estômagos vazios: $n = 87$ [17.61%]; digestão avançada: $n = 26$ [5.26%]). Em termos volumétricos e independente da espécie, as categorias de presa mais consumidas foram Formicidae (16.10%), Chilopoda (14.96%) e Orthoptera (13.41%) e Hemiptera (10.55%). Considerando o IVI, os gymnophthalmídeos *A. mentalis* e *V. multiscutata* alimentaram-se preferencialmente de aranhas e traças, respectivamente (Tab. 3). Já *A. ocellifera* e *L. klugei* apresentaram uma dieta baseada em cupins. Entre os lagartos da família Phyllodactylidae, *G. geckoides* consumiu mais larvas e *P. pollicaris* coleópteros, aranhas e formigas. Por fim, *T. hispidus* e *T. semitaeniatus* compartilharam Formicidae como a categoria de presa de maior importância.

As larguras de nicho das espécies variaram de 2.09 (*V. multiscutata*) a 6.26 (*A. ocellifera*; Tab. 1). A largura média das espécies da taxocenose foi 4.28 e a largura total (todas as espécies agrupadas) 9.43. No que se refere às sobreposições de nicho, os valores foram baixos (0.02 – 0.61), sendo *P. pollicaris* x *V. multiscutata* ($\phi = 0.61$) o único par de espécies a apresentar um maior compartilhando do recurso alimentar (Tab. 2).

A análise de pseudocomunidades revelou que a taxocenose encontra-se estruturada quanto ao uso dos recursos alimentares (índice de sobreposição observado = 0.15; índice de sobreposição simulado = 0.45; $p < 0.000001$), mesmo quando retiradas as espécies com baixo número de registros ($n \leq 3$, *B. heathi* e *H. brasiliensis*; índice de sobreposição observado = 0.16; índice de sobreposição simulado = 0.48; $p = p < 0.000001$). Finalmente, a pPCA indicou pesos próximos da ecologia e filogenia na organização do nicho alimentar da taxocenose (Valor do primeiro componente do eixo local: -256.3; Valor do primeiro componente do eixo global: 216.7; Fig. 6). O componente ecológico foi mais proeminente nos lagartos da família Gymnophthalmidae. Com isso, *Vanzosaura multiscutata* obteve o maior autovalor positivo, sendo esta parte do eixo mais influenciada pelas categorias Larva e Thysanura, e *A. mentalis* o

autovalor mais negativo, onde Orthoptera e Araneae foram as suas principais influenciadoras. Quanto ao componente histórico, podemos notar um forte efeito negativo novamente entre gymnophthalmídeos e positivo entre os tropidurídeos. Neste caso, a categoria Formicidae foi a que mais influenciou positivamente na formação desse eixo e Araneae negativamente.

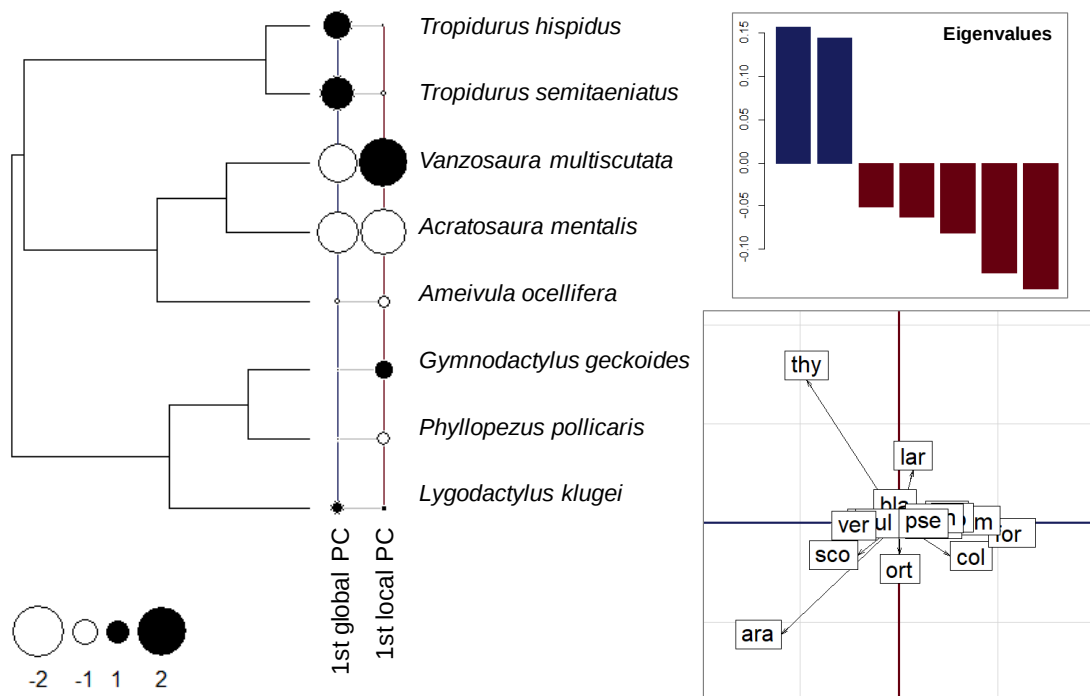


Figura 6. Análise Filogenética de Componentes Principais (pPCA) para os dados de dieta da taxocenose de lagartos da Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco, Sergipe, Brasil. À esquerda está a árvore filogenética construída para a taxocenose com o primeiro componente global e o primeiro componente local. Os escores negativos e positivos são indicados pelos círculos branco e preto, respectivamente. O tamanho do círculo é proporcional aos valores dos escores. À direita estão os *loadings* do primeiro componente global (azul) e local (vermelho). Legenda dos traços analisados: Aca – Acari; Ara – Araneae; Bla – Blattaria; Chi – Chilopoda; Col – Coleoptera; Coll – Collembola; Dip – Diptera; For – Formicidae; Gas – Gastropoda; Hem – Hemiptera; Hym – Hymeniptera; Iso – Isoptera; Lar – Larva de inseto; Man – Mantodea; Ort – Orthoptera; Pha – Phasmatodea; Pse – Pseudoscorpiones; Pul – Pulpa; Sco – Scorpiones; Thy – Thysanura; Ver – Vertebrata.

Tabela 3. Índices de valor de importância (IVI) das categorias de presas consumidas pelos lagartos da Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco, Sergipe, Brasil. Legenda: Am – *Acratosaura mentalis*; Ao – *Ameivula ocellifera*; Gg – *Gymnodactylus geckoides*; Lk – *Lygodactylus klugei*; Pp – *Phyllopezus pollicaris*; Th – *Tropidurus hispidus*; Ts – *Tropidurus semitaeniatus*; Vm – *Vanzosaura multiscutata*. “-” representa que a espécie não consumiu a categoria de presa indicada.

	Am	Ao	Gg	Lk	Pp	Th	Ts	Vm
Acari	-	-	-	1.54	0.48	0.12	2.13	-
Araneae	48.07	11.16	8.50	6.49	17.09	2.88	5.21	21.76
Blattaria	4.71	2.01	3.02	0.77	0.93	0.24	0.58	2.34
Chilopoda	2.36	6.83	2.11	-	0.46	8.16	3.22	-
Coleoptera	4.71	4.41	0.92	11.87	25.48	6.60	10.97	1.76
Collembola	-	-	-	-	-	0.14	-	-
Diplopoda	-	0.39	-	-	0.93	0.36	0.25	-
Diptera	-	0.20	-	5.58	-	0.38	1.72	-
Formicidae	2.36	3.23	12.41	3.06	16.68	36.64	44.59	-
Gastropoda	2.44	1.43	1.57	7.69	0.93	-	0.14	-
Hemiptera	-	2.06	0.61	3.68	3.56	10.26	3.65	-
Hymenoptera	-	0.20	-	2.33	1.01	2.05	1.69	-
Isoptera	2.36	30.51	14.79	31.44	7.55	13.63	6.59	3.53
Larva	7.54	3.39	31.17	7.28	1.66	3.99	7.36	18.69
Lepidoptera	-	0.59	0.91	2.30	-	0.75	0.88	-
Mantodea	-	-	3.62	-	-	0.12	-	-
Material vegetal	-	-	0.30	-	0.46	2.98	1.99	-
Orthoptera	17.88	13.17	10.85	11.59	11.77	7.18	7.03	11.06
Phasmida	-	0.40	-	-	-	0.12	0.25	-
Pseudoscorpiones	-	0.39	1.89	-	1.00	0.24	1.12	-
Psocoptera	-	-	-	-	-	-	-	1.76
Pulpa	-	0.28	-	-	-	-	-	-
Scorpiones	7.58	10.99	0.30	-	-	2.76	0.12	-
Thysanura	-	0.39	7.03	4.39	10.01	0.40	0.50	39.10
Vertebrado	-	7.97	-	-	-	-	-	-

Morfometria – a pPCA demonstrou que fatores atuais e filogenéticos possuem pesos equilibrados na determinação dos seus padrões morfométricos das espécies da taxocenose (Valor log10 transformado do primeiro componente do eixo local: -0.017; Valor log10 transformado do primeiro componente do eixo global: 0.016; Fig. 7). Analisando o componente local (ecológico), vemos que o comprimento rostro-cloacal e o comprimento da cabeça foram determinantes para a formação desse eixo. Dessa forma, como esperado, os escores positivos ocorreram nas menores espécies do estudo (*V. multiscutata*, *G. geckoides* e *L. klugei*), ao passo que as espécies maiores (*T. hispidus*, *T. semitaeniatus*, *A. ocellifera* e *P. pollicaris*) foram as que obtiveram os autovalores mais negativos. Por outro lado, o componente global foi mais influenciado pelas medidas dos membros (anterior e posterior) e as larguras do corpo e da cabeça. Neste caso, então, podemos ver um forte efeito histórico em praticamente todas as espécies da taxocenose, excetuando-se somente *G. geckoides*.

DISCUSSÃO

A riqueza total de espécies para a área de estudo (13) foi inferior a de outras localidades na Caatinga ($\bar{x} = 17.71 \pm 0.95$ espécies; Rodrigues, 1986; Vitt, 1995; Borges-Nojosa & Cascon, 2005; Freire *et al.*, 2009; Garda *et al.*, 2013; Cavalcanti *et al.*, 2014; Caldas *et al.*, 2016), que variaram de 16 (Estação Ecológica do Seridó; Caldas *et al.*, 2016) a 19 espécies (Estação Ecológica Raso da Catarina; Garda *et al.*, 2013). Porém, apesar da curva de rarefação ter atingido a assíntota, outras espécies ainda podem ser registradas com o aumento do esforço amostral. Obtivemos relatos dos moradores locais acerca da ocorrência de *Ameiva ameiva* e *Polychrus acutirostris* na propriedade, lagartos amplamente distribuídos na Caatinga e já registrados para locais próximos ao nosso (Carvalho *et al.*, 2005; Garda *et al.*, 2013). Além dessas, *Psylophytalmus paeminus* teve sua distribuição ampliada para este mesmo município

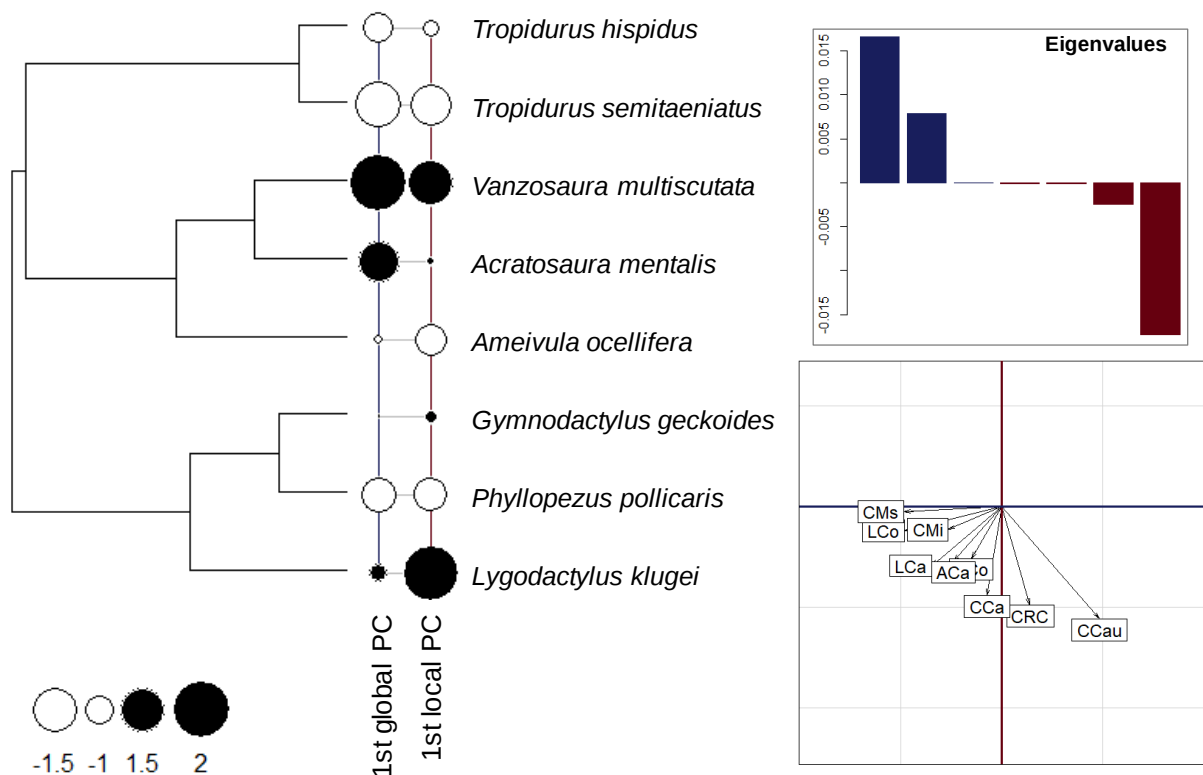


Figura 7. Análise Filogenética de Componentes Principais (pPCA) para os dados de morfometria da taxocenose de lagartos da Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco, Sergipe, Brasil. À esquerda está a árvore filogenética construída para a taxocenose com o primeiro componente global e o primeiro componente local. Os escores negativos e positivos são indicados pelos círculos branco e preto, respectivamente. O tamanho do círculo é proporcional aos valores dos escores. À direita estão os loadings do primeiro componente global (azul) e local (vermelho). Legenda dos traços analisados: CRC – comprimento rostro-cloacal; CCau – comprimento da cauda; LCo – largura do corpo; ACo – altura do corpo; CCa – comprimento da cabeça; LCa – largura da cabeça; Aca – altura da cabeça; CMa – comprimento do membro anterior; CMp – comprimento do membro posterior.

de amostragem (Canindé de São Francisco), sendo encontrada exclusivamente em áreas abertas de solo arenoso (Rodrigues, 1996; Delfim *et al.*, 2006). Como nossas amostragens foram restritas a locais de caatinga *sensu stricto*, isto pode ter feito com que não a registrássemos.

Em relação às abundâncias relativas, os lagartos *T. hispidus* e *A. ocellifer* foram predominantes na área de estudo. Ambos são considerados excelentes colonizadores, ocupando rapidamente o habitat disponível (Rodrigues, 1987, 2005). Comumente são registrados na literatura como as espécies mais abundantes, tanto em áreas de caatinga, como por exemplo, na região do Curimataú, na Paraíba (Arzabe *et al.*, 2005) e em Betânia e Exú, em Pernambuco

(Vitt, 1995; Borges-Nojosa & Santos, 2005), como também em outros biomas brasileiros, a exemplo do Cerrado, uma savana comumente encontrada na região central do Brasil, da Mata Atlântica e da Amazônia (Vitt & Carvalho, 1995; Mesquita & Colli, 2003; Carvalho *et al.*, 2005; Recoder & Nogueira, 2007).

No tocante ao nicho espacial, com exceção de *A. ocellifera* e *T. hispidus*, os lagartos se mostraram especialistas no uso dos recursos disponíveis. *Ameivula ocellifera* é mais comum em áreas abertas, ocupando solos arenosos e locais de alta insolação (Vitt, 1995; Macedo *et al.*, 2008; Werneck *et al.*, 2009). No nosso estudo, esta espécie, apesar de ser mais encontrada sobre o folhiço, este microhabitat, na maioria das vezes, apresentava pequena espessura e era localizado em regiões com árvores mais espaçadas. Já *T. hispidus*, foi mais registrado sobre rochas e é considerada uma espécie habitat-generalista, podendo também ser encontrada nas bordas de mata, troncos de árvores, cercas, muros, entre outros tipos de substratos (Vitt *et al.*, 1997; Van-Sluys *et al.*, 2004; Ribeiro & Freire, 2011; Andrade *et al.*, 2013). No mais, *G. geckoides* têm sido observado movendo-se na serapilheira, semelhante ao nosso estudo, e/ou rochas (Vitt, 1995). Os arborícolas *I. iguana* e *L. klugei* e o saxícola *T. semitaeniatus* mantiveram grande fidelidade aos seus respectivos sítios (Vitt, 1986, 1995; Gomes *et al.*, 2015). Por fim, *P. pollicaris*, lagarto que têm uma maior ocorrência registrada em afloramentos rochosos (Vanzolini, 1968; Vitt, 1995; Andrade *et al.*, 2013), foi encontrado fazendo maior uso de árvores. Como na região grandes afloramentos rochosos estão presentes e mesmo assim esses lagartos preferiram o estrato vertical, sugerimos uma possível mudança de hábito para aumentar a sua eficiência na captura de alimento, visto que fendas de rochas também servem de ótimo abrigo contra predadores e não existiam competidores diretos por este microhabitat na área.

Em relação às sobreposições de nicho, Pianka (1973) sugere que a manutenção das taxocenoses é regulada através da divergência na utilização de recursos em pelo menos um dos eixos de nicho espacial, alimentar e/ou temporal. Esta teoria foi corroborada pelos nossos

resultados, pois os únicos lagartos a apresentarem altos valores de sobreposição na utilização dos recursos espaciais, foram *L. klugei* e *I. iguana*, os quais apresentam hábitos alimentares diferentes, sendo uma carnívora e outra herbívora (Rand *et al.*, 1990; Galdino *et al.*, 2011); e *P. pollicaris* com as duas últimas, os quais divergiam no espaço temporal, visto que *P. pollicaris* tem hábito noturno e *L. klugei* e *I. iguana* diurno (Vitt, 1995). Além disso, outro fator que possibilitaria essas espécies ocorrerem em simpatria é a diferença morfológica existente entre elas (tamanho e forma do corpo), o que pode permitir a utilização diferenciada dos espaços nas árvores.

Finalmente, a taxocenose está estruturada quanto ao seu nicho espacial, o que é demonstrado pelos baixos valores de sobreposição encontrados para a maioria das espécies, indicando, assim, que este recurso pode ser limitante (ver Connor & Simberloff, 1979). Presença de estrutura espacial tem sido registrada para outras regiões de caatinga e desertos americanos porém, estudos feitos no Cerrado encontraram resultados divergentes ao nosso, o que sugere que esses ambientes podem oferecer uma maior gama de recursos quando comparado aos dois primeiros (Pianka, 1973; Rocha & Rodrigues, 2005; Mesquita *et al.*, 2006a; Mesquita *et al.*, 2006b; Andrade *et al.*, 2013; Pianka, 2017). Por fim, os únicos lagartos que apresentaram maior influência histórica que ecológica foram os tropidurídeos (*T. hispidus* e *T. semitaeniatus*), o que indica um possível conservantismo filogenético apenas dentro desse gênero, visto que em outras localidades este padrão permanece (Kolodiuk *et al.*, 2009; Gomes *et al.*, 2015; Pelegrin *et al.*, 2017).

Considerando agora o nicho alimentar, as espécies da taxocenose exibiram um padrão de dieta predominantemente insetívoro. A maioria delas consumiram categorias de presas semelhantes às já relatadas em outros estudos com diferentes populações de áreas abertas brasileiras (Caatinga – Vitt, 1995; Ferreira *et al.*, 2017; Cerrado – Mesquita *et al.*, 2006a; Mesquita *et al.*, 2006b), o que enfatiza a importância da história evolutiva na dieta dos lagartos

da taxocenose estudada (ver Vitt & Pianka, 2005). As únicas exceções foram *A. mentalis*, que ingeriu principalmente aranhas e possui um padrão alimentar desconhecido na literatura, e *G. geckoides*, o qual fez maior uso de larvas de insetos, indicando que fatores ecológicos, a exemplo de interações específicas, ou até mesmo a disponibilidade de presas no ambiente (no Cerrado eles se alimentam principalmente de cupins - Colli *et al.*, 2003), podem ser importantes para determinar a dieta desta espécie.

Em relação às larguras de nicho alimentar, apenas *A. ocellifera* e *T. hispidus* obtiveram valores mais elevados. Mesquita & Colli (2003), comparando populações de *A. ocellifera* de diferentes locais, verificaram que as ocorrentes na Caatinga e no Cerrado apresentaram uma dieta especializada em cupins, ao passo que as de Savanna Amazônica tiveram suas dietas compostas principalmente de formigas e larvas de inseto. Estes autores atribuíram essas diferenças a possíveis variações nas preferências alimentares dos indivíduos e/ou na disponibilidade de presas no ambiente, fator este que também pode estar contribuindo para que a nossa população tenha que expandir o seu nicho. Por sua vez, *T. hispidus* já é uma espécie conhecida por ter uma dieta composta de vários itens com importâncias semelhantes, podendo ser classificada, assim, como generalista alimentar (Ribeiro & Freire, 2011; Gomes *et al.*, 2015).

Quanto às sobreposições de nicho, apenas *P. pollicaris* e *V. multiscutata* utilizaram as categorias Araneae, Orthoptera e Thysanura de forma semelhante. No entanto, é improvável que essas espécies estejam em competição direta, visto que elas apresentam tamanhos corporais muito distintos e, por isso, provavelmente se alimentarão de presas de tamanhos diferenciados (Sousa *et al.*, 2010; Recoder *et al.*, 2014). Todos os outros pares de espécies apresentaram baixos valores de sobreposição. Resultado este que pode ter contribuído para encontrarmos estruturação alimentar na taxocenose, indicando que a oferta de presas também pode ser limitante na nossa área de estudo. Resultados semelhantes já foram relatados para outros

ambientes, que a exemplo da Caatinga, sofrem com baixas taxas de precipitação em períodos irregulares e consequentes variações nas abundâncias de artrópodes (Nimer, 1972; Whitford & Creusere, 1977; Dickman *et al.*, 1999).

No mais, verificamos que ao contrário do esperado, onde os padrões alimentares dos lagartos seriam filogeneticamente bem definidos (Losos, 1995; Vitt *et al.*, 2003; Vitt & Pianka, 2005), a dieta das espécies da taxocenose estudada é mais influenciada por efeitos ecológicos contemporâneos que históricos. Explicações para isto seriam possíveis limitações fisiológicas das espécies, inversões nas taxas de parasitismo e predação, alterações na disponibilidade de recursos e condições termais e pluviométricas inadequadas (Sartorius *et al.*, 1999; Rocha *et al.*, 2009; Vitt & Caldwell, 2013). Analisando os clados separadamente, vemos que os lagartos Gymnophthalmidae foram os mais influenciados pelos dois fatores, o que reforça a importância da elaboração de trabalhos sobre *A. mentalis*, para que a partir deles, esses padrões diferenciados entre espécies filogeneticamente próximas sejam elucidados. Em Phyllodactylidae, o componente ecológico foi destacado, com *G. geckoides* e *P. pollicaris* apresentando uma relação inversa com esse eixo, o que também pode ter contribuído para que os efeitos recentes fossem destacados na taxocenose. Por fim, o componente histórico foi o único proeminente entre os tropidurídeos, com as duas espécies da taxocenose comendo principalmente formigas, padrão este, amplamente descrito na literatura (Kolodiuk *et al.*, 2009; Gomes *et al.*, 2015; Ferreira *et al.*, 2017).

Finalmente, considerando o nicho morfométrico, é sabido que a morfologia é um traço conservado entre os lagartos, de forma que através da sua observação torna-se possível a inferência sobre vários aspectos ecológicos das espécies (Pianka & Pianka, 1976; Ricklefs *et al.*, 1981; Losos, 1990). No nosso estudo, com exceção da família Phyllodactylidae, encontramos um efeito histórico atuando de forma semelhante para todas as espécies mais aparentadas da taxocenose, o que pode ser indicativo de um conservadorismo de nicho (Losos,

2008). Por outro lado, fatores ecológicos atuais também estão agindo de forma conjunta e equilibrada com a filogenia dentro dos clados da taxocenose. Neste eixo, vemos uma dicotomia entre as espécies de acordo com o seu tamanho, principalmente dentro da família Phyllodactylidae. *G. geckoides* e *P. pollicaris* apresentam tamanhos corporais muito distintos, característica que provavelmente evoluiu em antepassados distantes sob diferentes condições ecológicas, porém pressões ambientais atuais podem estar fazendo com que essas espécies se distanciem ainda mais entre si.

Há décadas ecólogos buscam por fatores que sejam determinantes na formação, manutenção e organização das comunidades biológicas. Por serem mais indutivos, fatores ecológicos contemporâneos foram os primeiros a serem considerados e muitas vezes os únicos avaliados (*e.g.* interações interespecíficas, variação temporal das condições e partição dos recursos e características climáticas Pianka, 1973; Brooks & McLennan, 1993; Brown, 1995; Vitt *et al.*, 1999; Carey & Alexander, 2003). Com o desenvolvimento tecnológico e o avanço dos métodos comparativos, fatores históricos ligados à história evolutiva das espécies foram identificados como capazes de permitir ou restringir a coexistência destas em um mesmo local (Vitt & Pianka, 2005; Colston *et al.*, 2010; Helmus *et al.*, 2010). Considerando nossos resultados a partir das três dimensões de nicho consideradas (espacial, alimentar e morfométrico), vemos que a ecologia exerce um importante papel sobre os padrões observados, sendo na maioria das vezes, a principal força estruturadora da taxocenose analisada. Porque a Caatinga apresenta uma marcada sazonalidade, com baixas taxas pluviométricas, e uma menor disponibilidade de recursos quando comparada a outras formações florestais (Nimer, 1972; Cardoso *et al.*, 1989; Bernanrde *et al.*, 1999; Gomes *et al.*, 2015), as divergências ecológicas (*ex.*: segregação de nicho e partição dos recursos) verificadas nas espécies da taxocenose da Fazenda Jerimum indicam ser uma consequência dos fatores recentes. Estes, por sua vez, forçam as espécies a interagirem continuamente umas com as outras, causando uma divergência

local em caracteres ecológicos, o que permite em última instância, as suas coexistências numa escala local (Pianka, 1973; Winemiller & Pianka, 1990; Werneck *et al.*, 2009). Dessa forma, ainda que efeitos históricos estejam presentes, eles simplesmente podem ser resquícios do recente período de formação da Caatinga (Prado, 2000), e a consequente filtragem ambiental na seleção das espécies que ocupariam este ambiente.

Estudos que avaliem a real influência dos fatores ecológicos e históricos nas taxocenoses de lagartos na Caatinga são inexistentes. Alguns deles apenas sugerem que a partição de nicho espacial observada nas taxocenoses estudadas pode ser devidos às restrições filogenéticas das espécies (ex. na morfologia e hábito de forrageio; Vitt, 1995; Rocha & Rodrigues, 2005). Porém, dois estudos realizados no Cerrado e em uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca, demonstraram a ausência de efeitos filogenéticos nos padrões de uso do microhabitat, mas sua atuação no nicho alimentar (Mesquita *et al.*, 2006a; Werneck *et al.*, 2009). Divergências morfológicas também podem ocorrer em resposta ao uso do habitat e a dieta, fatores estes que estão sob forte pressão na taxocenose estudada (França *et al.*, 2008).

Dessa forma, levando em consideração que a Caatinga é marcada por uma grande instabilidade climática (Nimer, 1972), e que esta pode levar a possíveis alterações na oferta de abrigo e alimento para as espécies (Nimer, 1972; Dickman *et al.*, 1999; Gomes *et al.*, 2015), concluímos que os lagartos da taxocenose da Fazenda Jerimum podem estar sendo direcionadas a particionarem não somente um eixo de nicho, como sugerido por Pianka (1973), mas três deles como relatamos anteriormente. Além disso, *A. ocellifera* e *T. hispidus* foram as únicas espécies generalistas no uso do microhabitat e dieta, indicando que uma maior capacidade de exploração dos itens alimentares disponíveis no ambiente, associados as condições ecológicas e biológicas, é um dos principais fatores para o sucesso na utilização de diferentes habitats pelos lagartos (Zamprogno & Teixeira, 1998). Por sua vez, estas características em conjunto podem ter favorecido essas duas espécies a manterem grandes tamanhos populacionais frente às demais

da taxocenose estudada. Por fim, nossos resultados demonstraram que fatores ecológicos atuais foram mais fortes que os históricos nesta localidade, reforçando assim, que os eventos catastróficos recorrentes na Caatinga podem modelar a estrutura das taxocenoses de lagartos nesta floresta tropical exclusivamente brasileira.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amaral, A. 1933. Estudos sobre lacertílios neotropicós. I. Novos gêneros e espécies de lagartos do Brasil. *Memórias do Instituto Butantan*, 7: 53-74.
- Andrade, M.J.M., R.F.D. Sales & E.M.X. Freire. 2013. Ecology and diversity of a lizard community in the semiarid region of Brazil. *Biota Neotropica*, 13: 199-209.
- Arzabe, C., G. Skuk, G.G. Santana, F.R. Delfim, Y.C.C. Lima & S.H.F. Abrantes. 2005. Herpetofauna da área do Curimataú, Paraíba. In Araújo, F.S., M.J.N. Rodal & M.R.V. Barbosa (eds.). *Análise das variações da biodiversidade do Bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação*. Ministério do Meio Ambiente. Araújo, Brasília. Pp: 264-280.
- Bernanrde, P.S., M.N.C. Kokubum, R.A. Machado & L. Anjos. 1999. Uso de habitats naturais e antrópicos pelos anuros em uma localidade no estado de Rondônia, Brasil (Amphibia: Anura). *Acta Amazonica*, 29: 555-562.
- Borges-Nojosa, D.M. & P. Cascon. 2005. Herpetofauna da área da Reserva da Serra das Almas, Ceará. In: F.S. Araújo, M.J.N. Rodal & M.R.V. Barbosa (eds.). *Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação*. Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas, Brasília. Pp: 244-258.
- Borges-Nojosa, D.M. & E.M. Santos. 2005. Herpetofauna da área de Betânia e Floresta, Pernambuco. *Análise das Variações da Biodiversidade do Bioma Caatinga*: 275-289.
- Brooks, D.R. & D.A. McLennan. 1993. Historical ecology: examining phylogenetic components of community evolution. In: R.E. Ricklefs & D. Schluter (eds.). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago. Pp: 267-280.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Caldas, F.L.S., T.B. Costa, D.O. Laranjeiras, D.O. Mesquita & A.A. Garda. 2016. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga V: Seridó Ecological Station (Rio Grande do Norte, Brazil). *Check List*, 12: 1929.

- Cardoso, A.J., G.V. Andrade & C.F.B. Haddad. 1989. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 49: 241-249.
- Carey, C. & M.A. Alexander. 2003. Climate change and amphibian declines: is there a link? *Diversity and Distributions*, 9: 111-121.
- Carranza, S. & E.N. Arnold. 2006. Systematics, biogeography, and evolution of *Hemidactylus geckos* (Reptilia: Gekkonidae) elucidated using mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38: 531-545.
- Carvalho, C.M., J.C. Vilar & F.F. Oliveira. 2005. Répteis e anfíbios. In: C.M. Carvalho & J.C. Vilar (eds.). *Parque Nacional Serra de Itabaiana – levantamento da biota*. Aracaju: IBAMA, São Cristovão: UFS. Pp: 9-14.
- Cavalcanti, L.B.Q., T.B. Costa, G.R. Colli, G.C. Costa, F.G.R. França, D.O. Mesquita, C.N.S. Palmeira, N. Pelegrin, A.H.B. Soares, D.B. Tucker & A.A. Garda. 2014. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga II: Serra da Capivara National Park, Piauí, Brazil. *CheckList*, 10: 18-27.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 343-366.
- Chiang, J.C.H. & A. Koutavas. 2004. Climate change: tropical flip-flop connections. *Nature*, 432: 684-685.
- Colli, G.R., D.O. Mesquita, P.V.V. Rodrigues & K. Kitayama. 2003. Ecology of the gecko *Gymnodactylus geckoides amarali* in a Neotropical savanna. *Journal of Herpetology*, 37: 694-706.
- Colston, T.J., G.C. Costa & L.J. Vitt. 2010. Snake diets and the deep history hypothesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101: 476-486.
- Colwell, R.K. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples, version 9.1.0. Disponível em: <<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>>.
- Connor, E.F. & D. Simberloff. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology*, 60: 1132-1140.
- Delfim, F.R., E.M. Gonçalves & S.T. Silva. 2006. Squamata, Gymnophthalmidae, *Psilophthalmus paeminus*: Distribution extension, new state record. *Check List*, 2: 89-92.
- Dickman, C.R., M. Letnic & P.S. Mahon. 1999. Population dynamics of two species of dragon lizards in arid Australia: the effects of rainfall. *Oecologia*, 119: 357-366.
- Ferreira, A.S., A.O. Silva, B.M. Conceicao & R.G. Faria. 2017. The diet of six species of lizards in an area of Caatinga, Brazil. *Herpetological Journal*, 26: 151-160.
- França, F.G.R., D.O. Mesquita, C.C. Nogueira & A.F.B. Araújo. 2008. Phylogeny and ecology determine morphological structure in a snake assemblage in the Central Brazilian Cerrado. *Copeia*, 2008: 23-38.

- Freire, E.M.X., G.O.S. Sugliano, M.F. Kolodiuk, L.B. Ribeiro, B.d.S. Maggi, L.S. Rodrigues, W.L.S. Vieira & A.C.G.P. Falcão. 2009. Répteis squamata das caatingas do Seridó do Rio Grande do Norte e do Cariri da Paraíba: síntese do conhecimento atual e perspectivas. In: E.M.X. Freire (ed.). *Recursos naturais das caatingas: uma visão multidisciplinar*. EDUFRN, Natal. Pp: 51-84.
- Galdino, C.A.B., D.C. Passos, D. Zanchi & C.H. Bezerra. 2011. *Lygodactylus klugei*: sexual dimorphism, habitat, diet. *Herpetological Review*, 42: 275-276.
- Garda, A.A., T.B. Costa, C.R. Santos-Silva, D.O. Mesquita, R.G. Faria, B.M. Conceição, I.R.S. Silva, A.S. Ferreira, S.M. Rocha, C.N.S. Palmeira, R. Rodrigues, S.F. Ferrari & S. Torquato. 2013. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga I: Raso da Catarina Ecological Station (Bahia, Brazil). *Check List*, 9: 405-414.
- Gomes, F.F.A., F.L.S. Caldas, R.A. Santos, B.D. Silva, D.O. Santana, S.M. Rocha, A.S. Ferreira & R.G. Faria. 2015. Patterns of space, time and trophic resource use by *Tropidurus hispidus* and *T. semitaeniatus* in an area of Caatinga, northeastern Brazil. *Herpetological Journal*, 25: 27-39.
- Gotelli, N.J. 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 10: 337-343.
- Gotelli, N.J. & G.L. Entsminger. 2010. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0.
- Helmus, M.R., W.B. Keller, M.J. Paterson, N.D. Yan, C.H. Cannon & J.A. Rusak. 2010. Communities contain closely related species during ecosystem disturbance. *Ecology Letters*, 13: 162-174.
- HilleRisLambers, J., P. Adler, W. Harpole, J. Levine & M. Mayfield. 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43: 227-248.
- Jombart, T., S. Dray & A.E. Bilgrau. 2017. Adephylo: Exploratory Analyses for the Phylogenetic Comparative Method. R package version 1.1-11.
- Kolodiuk, M.F., L.B. Ribeiro & E.M.X. Freire. 2009. The effects of seasonality on the foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae) living in sympatry in the Caatinga of northeastern Brazil. *Zoologia*, 26: 581-585.
- Leal, I.R., J.M.C. Silva, M. Tabarelli & T.E. Lacher Jr. 2005. Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. *Megadiversidade*, 1: 139-146.
- Lopez, L.C.S., M.P.A. Fracasso, D.O. Mesquita, A.R.T. Palma & P. Riul. 2012. The relationship between percentage of singletons and sampling effort: a new approach to reduce the bias of richness estimates. *Ecological Indicators*, 14: 164-169.
- Losos, J.B. 1990. The evolution of form and function: morphology and locomotor performance in West Indian Anolis lizards. *Evolution*, 44: 1189-1203.

- Losos, J.B. 1995. Community evolution in Greater Antillean *Anolis* lizards: phylogenetic patterns and experimental tests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 349: 69-75.
- Losos, J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11: 995-1003.
- Macedo, L.C., P.S. Bernarde & A.S. Abe. 2008. Lagartos (Squamata: Lacertilia) em áreas de floresta e de pastagem em Espigão do Oeste, Rondônia, sudoeste da Amazônia, Brasil. *Biota Neotropica*, 8.
- Magurran, A.E. 2005. Species abundance distributions: pattern or process? *Functional Ecology*, 19: 177-181.
- Mayfield, M.M. & J.M. Levine. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13: 1085-1093.
- Mesquita, D.O. & G.R. Colli. 2003. The ecology of *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata, Teiidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology*, 37: 498-509.
- Mesquita, D.O., G.R. Colli, F.G.R. França & L.J. Vitt. 2006a. Ecology of a Cerrado lizard assemblage in the Jalapão region of Brazil. *Copeia*, 2006: 460-471.
- Mesquita, D.O., G.C. Costa & G.R. Colli. 2006b. Ecology of an Amazonian savanna lizard assemblage in Monte Alegre, Pará state, Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 1: 61-71.
- Mesquita, D.O., G.R. Colli & L.J. Vitt. 2007. Ecological release in lizard assemblages of Neotropical savannas. *Oecologia*, 153: 185-195.
- Nimer, E. 1972. Climatologia da região Nordeste do Brasil. Introdução à Climatologia Dinâmica. *Revista Brasileira de Geografia*, 34: 03-51.
- Pearson, D.L. & S.A. Juliano. 1993. Evidence for the influence of historical processes in co-occurrence and diversity of tiger beetle species. In: R.E. Ricklefs & D. Schluter (eds.). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago. Pp: 194-202.
- Pedrosa, I.M.M.C., T.B. Costa, R.G. Faria, F.G.R. França, D.O. Laranjeiras, T.C.S.P. Oliveira, C.N.S. Palmeira, S. Torquato, T. Mott, G.H.C. Vieira & A.A. Garda. 2014. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga III: The Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. *Biota Neotropica*, 14.
- Pelegrin, N., D.O. Mesquita, P. Albinati, F.L.S. Caldas, L.B.Q. Cavalcanti, T.B. Costa, D.A. Falico, J.Y.A. Galdino, D.B. Tucker & A.A. Garda. 2017. Extreme specialization to rocky habitats in *Tropidurus* lizards from Brazil: Trade-offs between a fitted ecomorph and autoecology in a harsh environment. *Austral Ecology*, 42: 677-689.
- Pellegrino, K.C.M., M.T. Rodrigues, Y. Yonenaga-Yassuda & J. Sites, Jack W. 2001. A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata,

- Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74: 315-338.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.
- Pianka, E.R. 2017. *Ecology and natural history of desert lizards: analyses of the ecological niche and community structure*. Princeton University Press, New Jersey. 222p
- Pianka, E.R. & H.D. Pianka. 1976. Comparative ecology of twelve species of nocturnal lizards (Gekkonidae) in the Western Australian desert. *Copeia*, 1976: 125-142.
- Pillar, V.D., L.d.S. Duarte, E.E. Sosinski & F. Joner. 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science*, 20: 334-348.
- Pyron, R.A., F.T. Burbrink & J.J. Wiens. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13: 93.
- Rand, A.S., B.A. Dugan, H. Monteza & D. Vianda. 1990. The diet of a generalized folivore: *Iguana iguana* in Panama. *Journal of Herpetology*, 24: 211-214.
- Recoder, R. & C. Nogueira. 2007. Composição e diversidade de répteis Squamata na região sul do Parque Nacional Grande Sertão Veredas, Brasil central. *Biota Neotropica*, 7: 267-278.
- Recoder, R.S., F. Pinho Werneck, M. Teixeira, G.R. Colli, J.W. Sites & M.T. Rodrigues. 2014. Geographic variation and systematic review of the lizard genus *Vanzosaura* (Squamata, Gymnophthalmidae), with the description of a new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 171: 206-225.
- Ribeiro, L.B. & E.M.X. Freire. 2011. Trophic ecology and foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) in a caatinga area of Northeastern Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 101: 225-232.
- Ricklefs, R.E., D. Cochran & E.R. Pianka. 1981. A morphological analysis of the structure of communities of lizards in desert habitats. *Ecology*, 62: 1474-1483.
- Rocha, P.L.B. & M.T. Rodrigues. 2005. Electivities and resource use by an assemblage of lizards endemic to the dunes of the São Francisco River, northeastern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 45: 261-284.
- Rocha, C.F.D., M. Van-Sluys, D. Vrcibradic, M.C. Kiefer, V.A. Menezes & C.C. Siqueira. 2009. Comportamento de termorregulação em lagartos brasileiros. *Oecologia Brasiliensis*, 13: 115-131.
- Rodal, M.J.N., E.V.S.B. Sampaio & M.A. Figueiredo. 2013. *Manual sobre métodos de estudo florístico e fitossociológico: ecossistema caatinga*. Sociedade Botânica do Brasil, Brasília. 24p.

- Rodrigues, M.T. 1986. Uma nova espécie do gênero *Phyllopezus* de Cabaceiras: Paraíba: Brasil; com comentários sobre a fauna de lagartos da área (Sauria, Gekkonidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 36: 237-250.
- Rodrigues, M.T. 1987. Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo torquatus ao sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*, 31: 105-230.
- Rodrigues, M.T. 1996. Lizards, snakes, and amphisbaenians from the quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 30: 513-523.
- Rodrigues, M.T. 2005. Herpetofauna da Caatinga. In: I.R. Leal, M. Tabarelli & J.M.C. Silva (eds.). *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universidade UFPE, Recife. Pp: 181-236.
- Sá, I.B., G.R. Riché & G.A. Fotius. 2004. As paisagens e o processo de degradação do semi-árido nordestino. In: J.M.C. Silva, M. Tabarelli, M.T. Fonseca & L.V. Lins (eds.). *Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação*. Ministério do Meio Ambiente/ Universidade Federal de Pernambuco, Brasília. Pp: 17-36.
- Sartorius, S.S., L.J. Vitt & G.R. Colli. 1999. Use of naturally and anthropogenically disturbed habitats in Amazonian rainforest by the teiid lizard *Ameiva ameiva*. *Biological Conservation*, 90: 91-101.
- Sousa, J.G.G., S.C. Ribeiro, I.J. Roberto, D.A. Teles & W.O. Almeida. 2010. Ocorrência de pentastomídeos (Metameria: Ecdysozoa) no lagarto *Phyllopezus pollicaris* (Spix, 1825). *Cadernos de Cultura e Ciência*, 2: 64-71.
- Trovão, D.M.B.M., P.D. Fernandes, L.A. Andrade & J.D. Neto. 2007. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 11: 307-311.
- Van-Sluys, M., C.F.D. Rocha, D. Vrcibradic, C.A.B. Galdino & A.F. Fontes. 2004. Diet, activity, and microhabitat use of two syntopic *Tropidurus* species (Lacertilia: Tropiduridae) in Minas Gerais, Brazil. *Journal of Herpetology*, 38: 606-611.
- Vanzolini, P.E. 1953. Sobre a diferenciação geográfica de *Gymnodactylus geckoides* (Sauria, Gekkonidae). *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia*, 11: 225-262.
- Vanzolini, P.E. 1968. Geography of the South American Gekkonidae (Sauria). *Arquivos de Zoologia*, 17: 85-112.
- Vitt, L.J. 1986. Reproductive tactics of sympatric gekkonid lizards with a comment on the evolutionary and ecological consequences of invariant clutch size. *Copeia*, 1986: 773-786.
- Vitt, L.J. 1995. *The ecology of tropical lizards in the Caatinga of Northeast Brazil*. Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma, Norman, Oklahoma. 29p.
- Vitt, L.J. & L.D. Vangilder. 1983. Ecology of a snake community in northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 4: 273-296.

- Vitt, L.J. & G.R. Colli. 1994. Geographical ecology of a neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. *Canadian Journal of Zoology*, 72: 1986-2008.
- Vitt, L.J. & C.M. Carvalho. 1995. Niche partitioning in a tropical wet season: lizards in the lavrado area of Northern Brazil. *Copeia*, 1995: 305-329.
- Vitt, L.J. & E.R. Pianka. 2005. Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 7877-7881.
- Vitt, L.J. & J.P. Caldwell. 2013. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. 4 edition. Academic Press, Amsterdamp. 776p.
- Vitt, L.J., J.P. Caldwell, P.A. Zani & T.A. Titus. 1997. The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94: 3828-3832.
- Vitt, L.J., P.A. Zani & M.C. Espósito. 1999. Historical ecology of Amazonian lizards: implications for community ecology. *Oikos*, 87: 286-294.
- Vitt, L.J., E.R. Pianka, J. Cooper, William E & K. Schwenk. 2003. History and the global ecology of squamate reptiles. *The American Naturalist*, 162: 44-60.
- Vitt, L.J., G.R. Colli, J.P. Caldwell, D.O. Mesquita, A.A. Garda & F.G.R. França. 2007. Detecting variation in microhabitat use in low-diversity lizard assemblages across small-scale habitat gradients. *Journal of Herpetology*, 41: 654-663.
- Webb, C.O., D.D. Ackerly, M.A. McPeck & M.J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 475-505.
- Werneck, F.P., G.R. Colli & L.J. Vitt. 2009. Determinants of assemblage structure in Neotropical dry forest lizards. *Austral Ecology*, 34: 97-115.
- Werner, E.E., D.K. Skelly, R.A. Relyea & K.L. Yurewicz. 2007. Amphibian species richness across environmental gradients. *Oikos*, 116: 1697-1712.
- Whitford, W.G. & F.M. Creusere. 1977. Seasonal and yearly fluctuations in Chihuahuan Desert lizard communities. *Herpetologica*, 33: 54-65.
- Winemiller, K.O. & E.R. Pianka. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs*, 60: 27-55.
- Zamprogno, C. & R.L. Teixeira. 1998. Hábitos alimentares da lagartixa de parede *Hemidactylus mabouia* (Reptilia, Gekkonidae) da planície litorânea do norte do Espírito Santo, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 58: 143-150.
- Zar, J.H. 2009. *Biostatistical analysis*. 5 edition. Pearson Education India. 756p.

CAPÍTULO III

Influência da sucessão ecológica na estruturação de taxocenoses de lagartos na Caatinga do Alto Sertão Sergipano, Brasil

Stéphanie M Rocha^{1*} e Daniel O Mesquita²

¹ Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Federal da Paraíba, Cidade Universitária, CEP 58059-900, João Pessoa - PB, Brasil

² Universidade Federal da Paraíba, Centro de Ciências Exatas e da Natureza – Campus I, Departamento de Sistemática e Ecologia, Cidade Universitária, CEP 58059-900, João Pessoa - PB, Brasil

* Corresponding author. Email: menezes_stephanie@hotmail.com

Este capítulo provavelmente será submetido no periódico
Journal of Arid Environments, ISSN 0140-1963

Influência da sucessão ecológica na estruturação de taxocenoses de lagartos na Caatinga do Alto Sertão Sergipano, Brasil

Resumo. Neste estudo investigamos a influência da sucessão ecológica na estruturação de taxocenoses de lagartos em uma região de Caatinga do Alto Sertão Sergipano, Brasil. Para isto, selecionamos seis áreas, duas em cada nível de sucessão ecológica (inicial, intermediário e tardio) e fizemos amostragens dos lagartos através de *pitfalls trap* e busca ativa. Nós registramos 8034 lagartos, pertencentes a 16 espécies de nove famílias. As suas abundâncias não variaram entre os estágios de sucessão. A riqueza e composição de espécies foram estatisticamente diferentes apenas entre o estágio inicial e tardio, sugerindo que ambientes intermediários podem servir como uma área de transição (*stepping stones*) entre estes dois. Em relação ao nicho espacial, somente a taxocenose do estágio inicial não se mostrou estruturada, porém todas elas foram mais influenciadas por fatores ecológicos recentes. Quanto ao nicho alimentar, verificamos estruturação em todas as taxocenoses, com a formação de um gradiente crescente de organização com o avanço sucessão e a influência tanto de fatores ecológicos quanto históricos, estes últimos porém, mais fracos que o primeiro. Deste modo, como as florestas secundárias apresentam maior homogeneidade na disponibilidade de recursos quando comparadas a florestas primárias, nossas espécies podem estar sendo mais plásticas na utilização dos recursos disponíveis frente a sua história evolutiva. Por fim, detectamos estruturação filogenética apenas no estágio inicial e em relação ao índice MNTD. Como sua forma estandardizada (NTI) mostrou-se negativa, a estrutura verificada era provinda de interações ecológicas e não da ação da filogenia na sua formação. Sugerimos, assim, que o pouco tempo de recuperação dos ambientes amostrados, frente ao tempo de origem e estabelecimento da Caatinga, pode não ter sido suficiente para que estruturas filogenéticas aparecessem nas nossas taxocenoses em recuperação.

Palavras-chave: estrutura de taxocenoses, nicho espacial, nicho trófico, estrutura filogenética, Floresta Tropical Sazonalmente Seca (FTSS).

INTRODUÇÃO

As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas possuem uma distribuição disjunta ao longo de toda Região Neotropical, sendo reconhecidos os núcleos de “Piemonte”, que se estende do sudoeste da Bolívia ao noroeste da Argentina, de "Misiones" no rio Paraguai-Paraná e o “Caatingas” no Nordeste do Brasil (Prado & Gibbs, 1993; Pennington *et al.*, 2000; Prado, 2000; Pennington *et al.*, 2006). Devido ao rápido crescimento da população humana (8 a 11 bilhões até 2050 - United Nations, 2013) e a consequente demanda por alimento, essas florestas estão cada vez mais expostas à atividades antrópicas que convertem as suas matas de solos férteis em áreas agrícolas e campos de pastagem (Hansen *et al.*, 2013; Gonthier *et al.*, 2014; Alvarez-Berríos *et al.*, 2016). Porém, muitos desses fragmentos são abandonados após o uso e um processo de restauração natural se inicia, resultando numa paisagem formada por um mosaico de florestas secundárias em diferentes estágios de sucessão ecológica (Aide *et al.*, 2000; Chazdon *et al.*, 2007; Suazo-Ortuño *et al.*, 2015), sendo as características destes remanescentes fortemente relacionadas com o tipo, a intensidade e o tempo transcorrido desde a perturbação sofrida (Guariguata & Ostertag, 2001; Wright & Muller-Landau, 2006; Melo *et al.*, 2013).

Em escala local, as condições abióticas, como o tipo de solo ou microclima, bem como as interações bióticas entre as espécies (por exemplo, competição, predação, parasitismo) podem ser determinantes na montagem das taxocenoses (Castellano & Valone, 2006; Norden *et al.*, 2011; Silva *et al.*, 2012; Réjou-Méchain *et al.*, 2014; Meiners *et al.*, 2015). Desta forma, o processo de regeneração envolverá um mecanismo de resposta entre a estrutura vegetacional e as condições do ambiente, onde esta vai passar de um estágio inicial de simplificação para fases mais complexas (Quesada *et al.*, 2009). Associadas às mudanças estruturais, funcionais e florísticas, mudanças nas estruturas das taxocenoses animais são comumente relatadas (Vitt *et al.*, 1998; De Souza *et al.*, 2008; Flynn *et al.*, 2009; Gardner *et al.*, 2009; García-Morales *et al.*, 2016).

Em geral, os lagartos são considerados excelentes modelos para estudos ecológicos, pois além de serem abundantes e de fácil captura, identificação e monitoramento, são particularmente sensíveis às modificações na estrutura do habitat devido às suas características ecológicas (*e.g.* pequenas áreas de vida quando comparadas a de outros vertebrados) e limitações fisiológicas (*e.g.* ectotermia - Perry & Garland, 2002; D'Cruze & Kumar, 2011; Pike *et al.*, 2011; Cosentino *et al.*, 2013; Berriozabal-Islas *et al.*, 2017).

Um padrão geral de ocupação do habitat pelos lagartos após a ocorrência de perturbações pode ser observado. Em áreas recém-perturbadas, as espécies forrageadoras ativas e generalistas tendem a ser mais favorecidas (Nichols & Nichols, 2003; Ryberg & Fitzgerald, 2016). Estas primeiras, por apresentarem uma alta velocidade de fuga e serem capazes de percorrer distâncias maiores, possuem menor chance de predação em locais abertos, onde a disponibilidade de refúgios é limitada (Vitt, 1990). Essas espécies também teriam acesso a uma maior área para busca por alimento, o que seria favorável nesse tipo de paisagem, onde os recursos também podem ser restritos (Neves *et al.*, 2010; Schowalter, 2016). Já as espécies generalistas possuem requisitos de habitat menos rigorosos que as especialistas e, por isso, podem se adaptar rapidamente às modificações do habitat, ocupando logo o nicho disponível (Rodrigues, 2005). Por outro lado, em ambientes com um maior tempo de restauração estas mesmas populações podem ter suas abundâncias reduzidas ou até mesmo serem extintas, por espécies que requerem habitats particularmente mais complexos (Nichols & Nichols, 2003; Gardner *et al.*, 2007).

As mudanças nas estruturas das taxocenoses também podem ser analisadas do ponto de vista da dieta. Efeitos *bottom-up*, por exemplo, que consistem na regulação dos componentes da cadeia alimentar pelo nível trófico primário, podem afetar negativamente a abundância de artrópodes em áreas perturbadas comprometendo, assim, a disponibilidade de alimento para os lagartos, os quais poderão ter suas riquezas e abundâncias diminuídas devido à competição

imposta (Rocha & Bergallo, 1997; Neves *et al.*, 2010; Pianka & Goodyear, 2012). Um estudo realizado numa cronossequência de 40 anos de pasto à floresta em Porto Rico, verificou um aumento nas abundâncias e diversidades dos lagartos com o avanço da sucessão (Herrera-Montes & Brokaw, 2010). Os autores atribuíram esses resultados a efeitos diretos das mudanças estruturais da vegetação, tais como o aumento na riqueza de plantas, na densidade de caules e o fechamento do dossel, os quais possivelmente forneceram recursos cada vez mais variados para alimentação, termorregulação, postura de ovos, entre outros; e a efeitos indiretos, como o aumento da umidade relativa do microclima e da estabilidade da temperatura.

Somando-se aos fatores ecológicos na determinação dos padrões de uma taxocenose estão os componentes históricos e as relações filogenéticas (estrutura filogenética), cujos papéis também são expressivos (Webb *et al.*, 2002; Vamosi *et al.*, 2009; Pausas & Verdú, 2010). De maneira simplificada, efeitos históricos estão presentes quando a composição de uma taxocenose é determinada a partir de fatores intrínsecos à história evolutiva de cada espécie, expressos na forma de características ecológicas, que permitem ou restringem a sua presença em determinado habitat (Vitt & Pianka, 2005; Colston *et al.*, 2010; Peres-Neto *et al.*, 2012). Diversos estudos incorporando os componentes históricos já foram desenvolvidos para os lagartos Neotropicais e indicam uma atuação conjunta das forças ecológicas e históricas na estruturação das taxocenoses. Por exemplo, um estudo desenvolvido no Cerrado e nas Savanas Amazônicas demonstrou que apenas os lagartos do gênero *Tropidurus* sofreram influenciam dos fatores locais e apresentaram liberação ecológica no uso do microhabitat, sugerindo que o componente histórico é melhor preditor das variações encontradas na maioria das espécies destas taxocenoses (Mesquita *et al.*, 2007). Por outro lado, Vitt (1999), ao analisarem uma taxocenose de 19 espécies de lagartos da Amazônia central, constataram estrutura em relação ao microhabitat e dieta, contudo apenas a variação na dieta estava associada à similaridade filogenética das espécies.

Ainda, com o recente desenvolvimento de análises de estrutura filogenética tornou-se possível a investigação de padrões não aleatórios no arranjo das taxocenoses em relação ao *pool* regional de espécies (ver Webb *et al.*, 2002; Vamosi *et al.*, 2009). Do ponto de vista da sucessão ecológica, ambientes recém-perturbados podem atuar como um filtro ambiental, de forma a selecionar espécies tolerantes e eliminar as menos capazes de lidar com as mudanças (Ding *et al.*, 2012; Letcher *et al.*, 2012). Dessa forma, se os traços que conferem tolerância às espécies forem de origem histórica, a taxocenose será caracterizada por um agrupamento filogenético e, portanto, se mostrará estruturada; caso contrário, a taxocenose apresentará uma sobredispersão filogenética resultante de um processo de convergência fenotípica (Webb *et al.*, 2002; Cavender-Bares *et al.*, 2004; Vamosi *et al.*, 2009). Por outro lado, locais que não sofrem perturbações a muito tempo podem levar a um processo de exclusão competitiva das espécies, de modo que a organização filogenética da taxocenose será não aleatória quando os traços ecológicos das espécies dominantes forem filogeneticamente conservados (agrupamento filogenético) ou aleatória quando houver uma maior dispersão filogenética entre os seus táxons (Webb *et al.*, 2002).

Assim, diante do exposto, nosso objetivo foi investigar os efeitos da sucessão ecológica na estruturação de taxocenoses de lagartos em áreas de Caatinga de Sergipe, explorando também o papel dos componentes ecológico e histórico nas suas organizações individuais. Além disso, testamos as hipóteses se as composições, riquezas e abundâncias das taxocenoses se modificam ao longo do gradiente sucessional. Caso isso não ocorra, é um indicativo que as espécies não são afetadas pelas consequências das modificações do habitat que ocorre durante a sucessão secundária, tais como mudanças na disponibilidade de microhabitats, na disponibilidade de alimentos, nas condições microclimáticas, entre outras. Também verificamos se ambientes em estágio inicial de sucessão ecológica são mais limitantes na oferta de recursos espaciais e tróficos para os lagartos e se isso reflete nos seus níveis de estruturação.

A ausência de um grau de estruturação das taxocenoses, onde as de ambientes iniciais apresentariam maiores níveis de organização, devido às possíveis limitações impostas, indica que as espécies não tentam e/ou precisam evitar os efeitos nocivos da competição. Por fim, testamos se as taxocenoses eram filogeneticamente estruturadas e se o estágio inicial apresentava maior agrupamento filogenético de espécies devido a ação de possíveis filtros ambientais que nele poderiam ocorrer. Caso seja constatada ausência de estrutura filogenética nas taxocenoses, isto será um indício da atuação de fatores ecológicos recentes e interações ecológicas entre as espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo – o estudo compreende seis áreas de Caatinga, sendo duas em cada estágio de sucessão ecológica (inicial, intermediário e tardio), todas pertencentes à região Alto Sertão Sergipano, Brasil. Para a escolha das áreas e definição de qual estágio de sucessão os locais se encontravam foi levado em consideração o histórico de perturbação sofrido (cronossequência), conforme explicado a seguir: **(1) Estágio inicial** – composto por fragmentos em recuperação entre 1 e 5 anos, pertencentes à Comunidade Mocambo, no município de Porto da Folha (9°48'36.70"S, 37°25'59.50"W), e Fazenda do Sr. João, em Poço Redondo (9°41'10.56"S, 37°40'59.82"W); **(2) Estágio intermediário** – fragmentos que tinham de 15 a 20 anos de regeneração secundária, localizadas na Unidade de Conservação Estadual Monumento Natural Grota do Angico, em Poço Redondo (9°39'54.42"S, 37°40'44.10"W), e Fazenda Angico, em Poço Redondo (9°40'15.72"S, 37°42'23.04"W); **(3) Estágio tardio** – fragmentos com período de regeneração superior a 35 anos, pertencentes à Fazenda Jerimum, em Canindé de São Francisco (9°38'58.44"S, 37°44'5.50"W), e novamente na Comunidade Mocambo, em Porto da Folha (9°46'59.46"S, 37°26'0.36"W; Fig. 1 e 2). Todas elas originalmente pertencem a um

mesmo tipo de fitofisionomia (Unidade IV, Tipo de vegetação 7: *Caesalpinia-Aspidosperma-Jatropha* - Andrade-Lima, 1981; Prado, 2003b) e sofreram o mesmo tipo de impacto (supressão da mata para cultivo agrícola e criação de bovinos e caprinos), diferindo apenas no tempo de recuperação.

Finalmente, a caatinga sergipana encontra-se inserida na Depressão Sertaneja Meridional (Velloso et al., 2002), pertencente ao domínio morfoclimático da Caatinga (Ab'Sáber, 1974). O relevo principalmente ondulado, cortado por vales estreitos com vertentes dissecadas, apresentam solos rasos ou quase inexistentes, compostos por rochas cristalinas do Pré-Cambriano, e vegetação do tipo arbóreo-arbustiva com presença de bromeliáceas e cactáceas (Andrade-Lima, 1981; Sá et al., 2004). O clima, segundo a classificação de Köppe, é árido, limitado por espaços semiáridos, com temperaturas médias anuais de 26°C a 28°C. A precipitação é de aproximadamente 500 mm ao ano, sendo o regime pluviométrico marcado por um período de chuvas, em geral de abril a agosto, e outro de seca, coincidente com a primavera-verão (Nimer, 1972; Santos & Andrade, 1992).

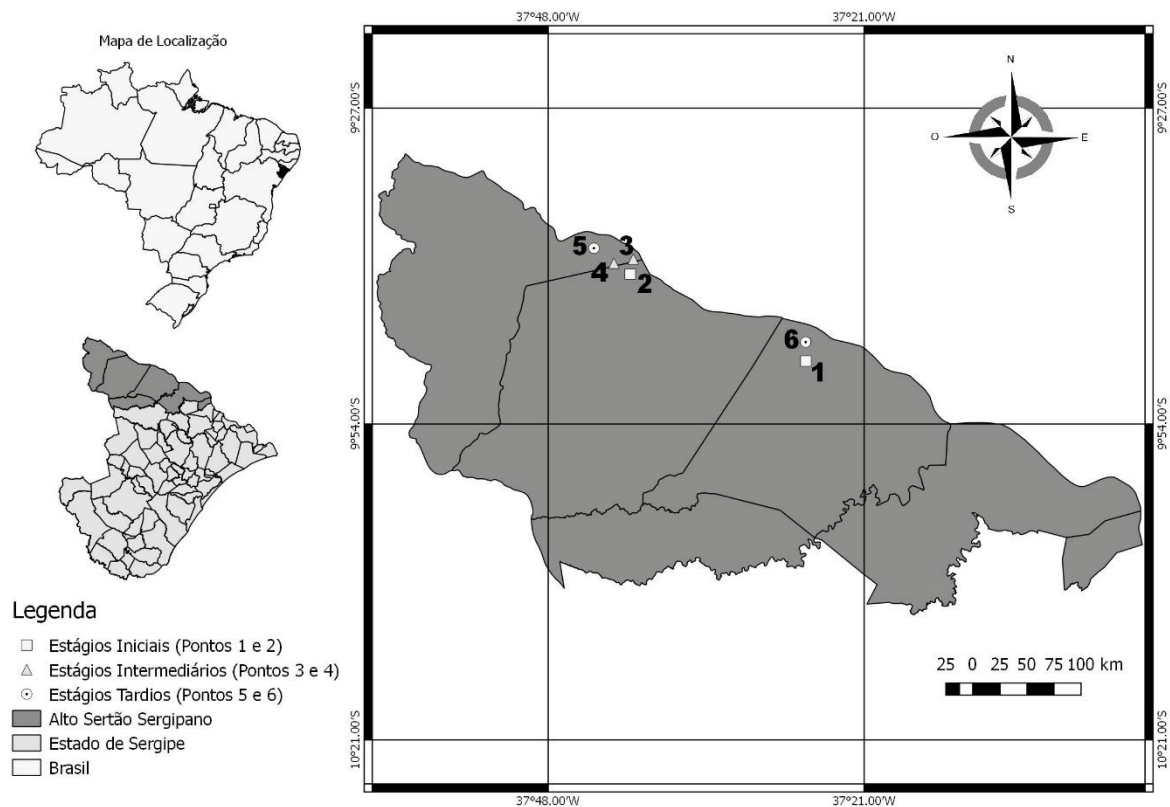


Figura 1. Lado esquerdo - canto superior: mapa do Brasil destacando o Estado de Sergipe (em preto); canto inferior: localização da região do Alto Sertão Sergipano no referido Estado (cinza escuro). Lado direito - localização das áreas de amostragem no Alto Sertão de Sergipe distribuídos da seguinte forma: □ **Estágio Inicial** – (1) Comunidade Mocambo, no município de Porto da Folha e (2) Fazenda do Sr. João, em Poço Redondo; △ **Estágio Intermediário** – (3) Unidade de Conservação Estadual Monumento Natural Grota do Angico e (4) Fazenda Angico, ambas em Poço Redondo; ○ **Estágio Tardio** – (5) Fazenda Jerimum, em Canindé de São Francisco e (6) Comunidade Mocambo, em Porto da Folha.

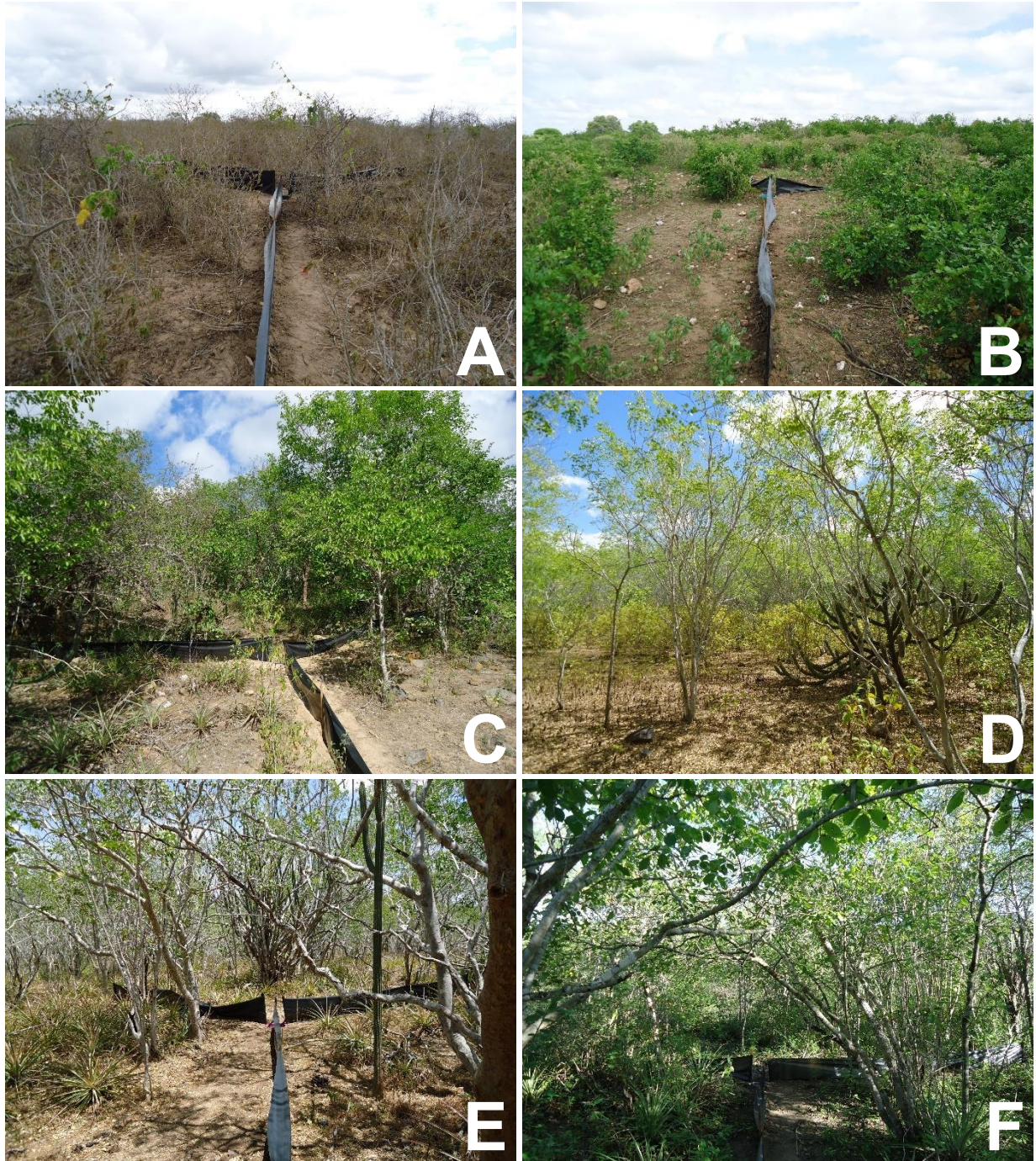


Figura 2. Áreas de amostragem dos lagartos da caatinga do Alto Sertão Sergipano, Brasil: **Estágio Inicial** - (A) Assentamento Quilombola de Mocambo, no município de Porto da Folha e (B) Fazenda do Sr. João, em Poço Redondo; **Estágio Intermediário** - (C) Unidade de Conservação Estadual Monumento Natural Grota do Angico e (D) Fazenda Angico, ambas em Poço Redondo; **Estágio Tardio** - (E) Fazenda Jerimum, em Canindé de São Francisco e (F) Comunidade Mocambo, em Porto da Folha. As figuras do lado esquerdo foram tiradas na estação seca e as do lado direito na estação chuvosa.

Coleta dos dados – o estudo foi realizado entre 2015 e 2016. Para cada área realizamos duas expedições com duração de 30 dias cada (áreas localizadas no município de Canindé do São Francisco: 04 de setembro a 03 de outubro de 2015 e 03 de junho a 02 de julho de 2016; Porto da Folha: 02 de novembro a 01 de dezembro de 2015 e 14 de julho a 12 de agosto de 2016; Poço Redondo: 28 de janeiro a 27 de fevereiro de 2016 e 06 de abril a 05 de maio de 2016, estações seca e chuvosa respectivamente). Os lagartos foram amostrados através de armadilhas de interceptação e queda (*pitfalls trap*) e busca ativa. Para o primeiro método, em cada área instalamos 24 armadilhas, divididas igualmente ao longo de três transectos distantes entre si em pelo menos 1 km e distribuídas com um espaçamento de 20 m. Cada armadilha era composta por quatro baldes de 20 litros, dispostos em forma de “Y”, enterrados no nível do solo e interligados por cercas-guia de cinco metros de comprimento, fixadas em estacas de madeira. Elas permaneceram abertas do primeiro ao último dia de coleta e foram revisadas diariamente para evitar a morte dos animais. Já na busca ativa, realizamos, sempre que possível, vistorias diurnas e noturnas em trilhas aleatórias onde ocorriam os microhabitats utilizados pelos lagartos. Por fim, para cada lagarto avistado, capturado e/ou coletado foram tomadas informações referentes à data, ponto de captura, identificação da espécie e substrato ocupado no momento do avistamento. Quando possível e de acordo com a autorização concedida pelo SISBIO-ICMBio (nº 48122-2), foram coletados em cada área 50 indivíduos de cada espécie por estação para análise da dieta. Esses lagartos foram sacrificados por dosagens altas de anestésicos (Lidocaína 2%), fixados (solução de formol a 10%), conservados em álcool (70%) e posteriormente tombados na Coleção Herpetológica da Universidade Federal da Paraíba (CHUFPB). Os demais espécimes capturados foram marcados, por amputação sistemática de artelhos, e devolvidos ao local mais próximo possível da captura. Animais recapturados na mesma expedição foram apenas identificados, não sendo contabilizados.

Posteriormente, para avaliação da dieta das espécies, no laboratório, retiramos os estômagos dos lagartos coletados, sendo os itens alimentares identificados até o menor nível taxonômico possível. As presas encontradas inteiras foram contabilizadas e mensuradas quanto aos seus maiores comprimento (c) e largura (l) com auxílio de paquímetro digital (precisão 0,01 mm). O volume (V) foi estimado através da fórmula de um elipsóide:

$$V = \frac{4}{3}\pi \left(\frac{l}{2}\right)^2 \left(\frac{c}{2}\right)$$

As porcentagens volumétricas de cada categoria de presa para os estômagos agrupados por espécie (soma de todos os dados de dieta dos indivíduos de uma espécie) foram calculadas e utilizadas posteriormente nos cálculos de largura e sobreposição de nicho.

Definição do gradiente sucessional – para verificarmos se realmente as áreas selecionadas a partir do seu histórico de perturbação formavam um gradiente sucessional, a cada campanha, em cada uma das armadilhas de interceptação e queda, medimos algumas variáveis estruturais do habitat. Para isso, usamos um densitômetro, construído com tubos de PVC, em forma de quadrado de 0,5 x 0,5 m, dividido em 25 quadrados menores e iguais (10 x 10 cm - Vitt *et al.*, 2007). Este artefato foi lançado três vezes dentro de uma circunferência 5 m de raio, tomando como referência o balde central dos *pitfall traps*, e serviu para a obtenção das seguintes variáveis: (1) Proporção de área com folhio – estimada contabilizando o número de quadrados menores que estavam preenchidos com pelo menos 50% de folhio; (2) Proporção de áreas com rochas; (3) Proporção de solo exposto (sem a presença de folhios ou de rochas); (4) Densidade de arbustos – a partir do quadrado central do primeiro artefato e a uma altura de 25 cm acima do solo, rotacionamos (360°) uma haste de um metro de comprimento e os caules que a tocaram foram contabilizados; (5) Distância do quadrado central do densitômetro a árvore mais próxima (consideramos árvore o indivíduo que teve circunferência a altura do peito – CAP – maior que

6,0 cm - RMFC, 2005); (6) CAP da árvore mais próxima; (7) Cobertura do dossel – o registramos segurando o densitômetro sobre a cabeça a altura de 1,5 metros do chão e contando o número de quadrados menores cobertos com pelo menos 50% de vegetação. Além desses, a (8) Abundância total de árvores, a (9) Riqueza total de espécies arbóreas; o (10) Número total de bromélias, o (11) Número total de cactáceas e o (12) Número total de troncos (com comprimento maior que 1 m e diâmetro mínimo de 6 cm) também foram avaliados levando em consideração toda a circunferência.

Análise dos dados – para caracterizar as mudanças estruturais no habitat ao longo da sucessão realizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA) com os valores obtidos para cada uma das armadilhas de interceptação e queda dos diferentes estágios sucessionais. Inicialmente, fizemos uma seleção manual de modelos, adicionando e descartando variáveis sequencialmente, sempre avaliando a sua melhoria através de um teste de significância de redução do desvio (χ^2). Com as variáveis selecionadas (porcentagem de solo exposto, distância da árvore mais próxima, CAP da árvore mais próxima, abundância e riqueza de árvores), realizamos a PCA no programa PAST e utilizamos os valores do primeiro eixo (porcentagem de explicação = 86.88%) numa Análise de variância (ANOVA), com teste a posteriori de Tuckey.

Em seguida, para as análises estatísticas referentes aos padrões de estruturação das taxocenoses ao longo da sucessão, utilizamos a variável categórica estágios de sucessão (inicial, intermediário e tardio) e a variável contínua PCA1, a qual foi utilizada com o intuito de síntese das principais mudanças estruturais que ocorrem durante o processo de recuperação do ambiente. Esta última corresponde aos escores das seis áreas amostradas separadamente no primeiro eixo de uma PCA realizada com as médias das variáveis estruturais do habitat selecionadas anteriormente (Guariguata & Ostertag, 2001).

Em seguida, como os esforços amostrais durante a busca ativa foram diferentes entre as áreas e para aumentar o nosso número de réplicas, comparamos o número de captura das armadilhas de interceptação e queda (abundância total dos lagartos) em cada um dos transectos com uma análise de variância simples de um fator (estágio sucessional). Também, com o auxílio do pacote *vegan* do programa R (Oksanen *et al.*, 2017), construímos curvas de rarefação, baseadas em indivíduos, para cada estágio de sucessão, além de utilizarmos o estimador de riqueza baseada em abundância Chao 1 (Gotelli & Colwell, 2001). Comparamos a riqueza entre os três sítios com rarefação e um teste binomial par a par (Crawley, 2012). Finalmente, comparamos as composições das taxocenoses ao longo do gradiente sucessional através de uma Análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS), realizada no programa PAST. Para isto, fizemos uma ordenação dos transectos utilizando a abundância dos lagartos em cada um deles e o índice de Bray-Curtis. Logo após, para testar se as composições se alteram entre os distintos estágios de sucessão realizamos análises de similaridade (ANOSIM; Clarke, 1993).

Calculamos as larguras de nicho espacial e alimentar através do inverso do índice de diversidade de Simpson (1949):

$$B = \frac{1}{\sum_{i=1}^n p_i^2}$$

onde: p é a proporção da categoria de microhabitat ou presa i e n é o número de categorias de recursos adotados. O valor de B varia de 1 (uso exclusivo de um tipo de recurso) a n (uso homogêneo de todos os tipos de recursos). Em seguida, calculamos as sobreposições de nicho (ϕ) na utilização do microhabitat e dieta entre as espécies usando a fórmula de sobreposição simétrica de Pianka (1973):

$$O_{jk} = \frac{\sum_i^n p_{ij}p_{ik}}{\sum_i^n p_{ij}^2 \sum_i^n p_{ik}^2}$$

onde p é a proporção da categoria de microhabitat ou presa i ; n é o número de categorias de recursos adotados; j e k são as espécies que estão sendo comparadas. Os lagartos que tiveram um n amostral inferior a três indivíduos foram excluídos dos cálculos de largura e sobreposições de nicho.

Para verificar a presença de estrutura espacial e alimentar nas taxocenoses de cada estágio sucessional realizamos testes de presença de padrão não-aleatório de sobreposição de nichos através do “Niche Overlap Module” do programa EcoSim (Gotelli & Entsminger, 2010). Foram utilizadas as opções “Pianka’s niche overlap index”, “Radomization Algorithm 2” e “User defined”, sendo esta última empregada para inserir a disponibilidade de microhabitats, calculada a partir das variáveis estruturais do habitat, e a disponibilidade de presas, calculada através do volume total de presas consumidas por todas as espécies de cada estágio. O nível de estruturação das taxocenoses foi comparado a partir do ranqueamento dos resíduos entre os índices de sobreposição de nicho observado e o simulado. Investigamos o papel dos componentes ecológicos/recentes e históricos na estruturação das taxocenoses através da Análise Filogenética de Componentes Principais (Phylogenetic principal component analysis – pPCA - Jombart & Dray, 2010), utilizando o pacote *adephylo* (Jombart *et al.*, 2017) do programa R. A filogenia utilizada para a construção da árvore filogenética das taxocenoses pode ser encontrada em Pyron (2013). Como *Gymnodactylus geckoides* e *Tropidurus semitaeniatus* não constavam na filogenia, os substituímos por seus parentes mais próximos, *Bogertia lutzae* e *Tropidurus hymogi*, respectivamente (Pyron, 2013). Finalmente, para verificar mudanças nos padrões de estruturação das taxocenoses ao longo da sucessão realizamos diversas regressões lineares considerando os resultados obtidos para cada área de amostragem (6). Inicialmente, para observar se as espécies utilizam mais recursos quando estes são mais abundantes,

realizamos uma regressão linear entre a largura média de nicho das espécies em cada área de amostragem (variável dependente) e a amplitude dos recursos disponíveis (variável independente), calculada a partir da largura de nicho (espacial e alimentar) de todos os recursos utilizados por todas as espécies de cada área. Depois, realizamos outras regressões entre as variáveis ecológicas de cada área (largura de nicho média espacial e alimentar das espécies, amplitude dos recursos disponíveis e sobreposição de nicho média) e a variável independente PCA1.

Por fim, para investigar a presença de estrutura filogenética nas taxocenoses dos diferentes estágios sucessionais calculamos a diversidade filogenética (PD), a distância filogenética média entre os pares possíveis de todos os táxons na taxocenose (MPD) e a distância filogenética média do vizinho mais próximo (MNTD). Posteriormente, testamos as suas significâncias através da comparação dos valores gerados com modelos nulos de distribuição com 10000 aleatorizações. Também calculamos o índice de parentesco líquido (NRI) e o índice líquido do táxon mais próximo (NTI), formas estandarizadas do MPD e MNTD, respectivamente. Valores negativos de NRI sugerem uma dispersão filogenética na taxocenose, com maior efeito de interações ecológicas entre as espécies, ao passo que valores positivos, indicam um agrupamento filogenético. Já em relação ao NTI, índices negativos ou próximos a zero indicam que a taxocenose possui um baixo número de espécies congênicas ou cofamiliares, o que pode ser resultado de uma exclusão competitiva, por exemplo (Faith, 1992; Webb, 2000; Webb *et al.*, 2002). No mais, fizemos outras regressões lineares entre os índices PD, MNTD e MPD e a variável independente PCA1. A filogenia calibrada e os ajustes necessários para a construção das árvores de cada estágio sucessional foi a mesma das pPCA's. Todas análises filogenéticas foram realizadas no programa R, utilizando os pacotes *ape* e *picante* (Paradis *et al.*, 2004; Kembel *et al.*, 2010).

RESULTADOS

Fauna de lagartos amostrada – independente do estágio sucessional ou do método de coleta, registramos um total de 8304 lagartos pertencentes a 16 espécies de nove famílias. As espécies mais abundantes foram *Ameivula ocellifera* (n = 4072 ou 49.04%), *Tropidurus hispidus* (n = 1637 ou 19.71%), *T. semitaeniatus* (n = 1121 ou 13.50%) e *G. geckoides* (n = 834 ou 10.04%; Tab. 1).

Tabela 1. Abundâncias absolutas dos lagartos capturados por busca ativa e armadilhas de interceptação e queda nos três estágios sucessionais (inicial, intermediário e tardio) amostrados na caatinga do Alto Sertão Sergipano, Brasil. Valores antes do parênteses referem-se às abundâncias nas armadilhas de interceptação e queda, valores dentro dos parênteses representam as abundâncias durante a busca ativa e valores em negrito o total das abundâncias de cada espécie.

Táxon	Inicial	Intermediário	Tardio	TOTAL
Gekkonidae				
<i>Hemidactylus brasilianus</i>	-	1(-) 1	1(-) 1	2(-) 2
<i>Lygodactylus klugei</i>	-	-(28) 28	-(82) 82	-(110) 110
Gymnophthalmidae				
<i>Acratosaura mentalis</i>	1(-) 1	33(-) 33	33(-) 33	67(-) 67
<i>Vanzosaura multiscutata</i>	42(1) 43	22(1) 23	65(1) 66	129(3) 132
Iguanidae				
<i>Iguana iguana</i>	-	1(0) 1	-(5) 5	1(5) 6
Mabuyidae				
<i>Brasiliscincus heathi</i>	8(3) 11	11(5) 16	5(4) 9	24(12) 36
<i>Psychosaura agmosticha</i>	-	1(-) 1	-	1(-) 1
Phyllodactylidae				
<i>Gymnodactylus geckoides</i>	188(1) 189	252(5) 257	373(15) 388	813(21) 834
<i>Phyllopezus pollicaris</i>	-(14) 14	2(68) 70	28(147) 175	30(229) 259
Polychrotidae				
<i>Polychrus acutirostris</i>	2(-) 2	1(-) 1	-	3(-) 3
Sphaerodactylidae				
<i>Coleodactylus meridionalis</i>	-	-	1(-) 1	1(-) 1
Teiidae				
<i>Ameiva ameiva</i>	1(-) 1	11(-) 11	1(-) 1	13(-) 13
<i>Ameivula ocellifera</i>	1640(107) 1747	1006(149) 1155	1055(115) 1170	3701(371) 4072
<i>Salvator merianae</i>	-	7(1) 8	1(1) 2	8(2) 10
Tropiduridae				
<i>Tropidurus hispidus</i>	197(92) 289	323(133) 456	614(278) 892	1134(503) 1637
<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	13(153) 166	77(304) 381	59(515) 574	149(972) 1121
TOTAL	2092(371) 2463	1748(694) 2442	2236(1163) 3399	6076(2228) 8304
Riqueza	10	15	14	16

Estrutura do habitat nos estágios sucessionais – verificamos mudanças significativas nas variáveis estruturais do habitat dos três estágios sucessionais (Tuckey: Inicial-Intermediário $p < 0.001$; Inicial-Tardio $p < 0.001$; Intermediário-Tardio $p = 0.007$). Ao passo que a porcentagem de solo exposto e a distância entre as árvores tendem a diminuir com o avanço da sucessão, a circunferência a altura do peito das árvores e a abundância e riqueza delas tendem a aumentar (Tab. 2).

Tabela 2. Médias das características estruturais do habitat usadas para o estabelecimento do gradiente sucessional das áreas de caatinga do Alto Sertão Sergipano, Brasil. DAMP – distância da árvore mais próxima; CAP – circunferência a altura do peito da árvore mais próxima. Valores entre parênteses representam os desvios-padrões das medidas. **Estágio Inicial:** INI1 – Comunidade Mocambo, Porto da Folha; INI2 – Fazenda do Sr. João, Poço Redondo. **Estágio Intermediário:** INT1 – Monumento Natural Grotta do Angico; INT2 – Fazenda Angico, ambos em Poço Redondo. **Estágio Tardio:** TAR1 – Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco; TAR2 - Comunidade Mocambo, Porto da Folha.

Variáveis	Estágio Inicial		Estágio Intermediário		Estágio Tardio	
	INI1	INI2	INT1	INT2	TAR1	TAR2
Solo exposto (proporção)	0.80 (± 0.33)	0.72 (± 0.38)	0.21 (± 0.33)	0.37 (± 0.38)	0.19 (± 0.32)	0.19 (± 0.3)
DAMP (cm)	725.51 (± 411.18)	833.91 (± 871.4)	124.48 (± 103.2)	134.30 (± 82.97)	106.92 (± 62.42)	104.54 (± 177.81)
CAP (cm)	7.43 (± 3.06)	7.00 (± 3.44)	14.45 (± 6.83)	12.99 (± 4.91)	19.94 (± 9.76)	15.06 (± 6.13)
Abundância de árvores	2.13 (± 2.15)	4.46 (± 6.98)	32.96 (± 13.89)	25.17 (± 10.37)	34.67 (± 9.73)	33.96 (± 11.48)
Riqueza de árvores	0.88 (± 0.73)	2.29 (± 2.29)	5.08 (± 1.58)	3.54 (± 3.12)	5.25 (± 1.26)	5.17 (± 2.5)

Gradiente sucessional e seus efeitos sobre abundância, riqueza e composição de espécies – o primeiro eixo da Análise de Componentes Principais realizada para cada área em separado (PCA1) explicou 98.50% da variação dos dados da estrutura do habitat (Tab. 2). Os valores desse eixo expressaram um gradiente crescente dos ambientes mais perturbados para os mais preservados. As armadilhas de interceptação e queda capturaram 6076 lagartos de 15 espécies,

sendo 2092 indivíduos de 9 espécies no estágio inicial, 1748 indivíduos de 14 espécies no estágio intermediário e 2236 indivíduos de 12 espécies no estágio tardio (Tab. 1). As abundâncias totais dos lagartos não apresentaram diferenças significativas entre os estágios sucessionais ($F_{2,15} = 0.88$, $p = 0.44$), sendo *A. ocellifera* a espécie dominante em todos eles (Tab. 1). Em relação à riqueza de espécies, as curvas de rarefação estimaram um valor médio superior para o estágio intermediário (Inicial: $\text{Chao1} = 9.5 \pm 1.3$; Intermediário: $\text{Chao1} = 21 \pm 7.2$; Tardio: $\text{Chao1} = 15.5 \pm 2.6$). No entanto, segundo as análises de rarefação essa diferença só foi significativa entre o estágio inicial e tardio (Inicial x Tardio: $\hat{\lambda} = -4.05$, $P < 0.0001$; Inicial x Intermediário: $\hat{\lambda} = 0.63$, $P = 0.73$; Intermediário x Tardio: $\hat{\lambda} = 0.91$, $P = 0.82$). Considerando agora a composição de espécies, a análise de escalonamento não métrico também evidenciou uma diferença apenas para os estágios inicial e tardio, tendência confirmada pela análise de similaridade (Inicial x Intermediário: $R = 0.23$, $p = 0.07$; Intermediário x Tardio: $R = 0.12$, $p = 0.18$; Inicial x Tardio: $R = 0.28$, $p = 0.04$).

Efeitos da sucessão ecológica sobre o nicho espacial dos lagartos – as análises de pseudocomunidades indicaram estruturação espacial somente para o estágio intermediário e tardio (Tab. 3). Através do ranqueamento dos resíduos desta análise, podemos notar que a taxocenose do estágio intermediário apresenta um maior nível de estruturação, porém este é muito próximo ao do estágio tardio (Tab. 3). Analisando agora quais os fatores que podem influenciar na organização destas taxocenoses, a análise filogenética de componentes principais indicou que a do estágio inicial está sob maior influência de fatores ecológicos, ao passo que as dos estágios intermediário e tardio são influenciadas tanto por fatores recentes quanto históricos (Tab. 4). Finalmente, a análise de regressão baseada na amplitude dos recursos disponíveis e a largura média de nicho das espécies de cada área não foi significativa ($y = 0.06x + 1.31$, $r^2 = 0.1$, $F_{1,4} = 0.47$, $p = 0.53$). A única regressão entre as variáveis ecológicas do nicho espacial e a

PCA1 das variáveis estruturais do habitat que se mostrou significativa foi a que levou em consideração o índice de sobreposição espacial médio das espécies de cada uma das taxocenoses. Esta, revelou uma relação inversa dos valores ($y = -0.005x + 0.325$, $F_{1,4} = 11.67$, $p = 0.027$), ou seja, a medida que o ambiente avança no seu estágio sucessional, as espécies sobrepõem o uso dos microhabitats.

Tabela 3. Índices de sobreposição observados e simulados, valor de significância (p) e módulo do resíduo entre o índice de sobreposição observado e simulado para os nichos espacial e alimentar das taxocenoses de lagartos da caatinga do Alto Sertão Sergipano, Brasil. ISE = Índice de sobreposição espacial; ISA = Índice de sobreposição alimentar.

Estágios	Nicho Espacial				Nicho Alimentar			
	ISE obs.	ISE sim.	p	Resíduo	ISA obs.	ISA sim.	p	Resíduo
Inicial	0.418	0.488	0.279	0.070	0.162	0.407	< 0.0001	0.245
Intermediário	0.277	0.419	0.002	0.142	0.180	0.426	< 0.0001	0.247
Tardio	0.211	0.345	<0.001	0.135	0.175	0.487	< 0.0001	0.312

Tabela 4. Valores dos primeiros eixos do componente local (Fatores ecológicos) e do componente global (Fatores históricos) das Análises Filogenéticas de Componentes Principais realizadas para os nichos espacial e alimentar das taxocenoses de lagartos ao longo do gradiente de sucessão estabelecido na caatinga do Alto Sertão Sergipano, Brasil.

Estágios	Nicho Espacial		Nicho Alimentar	
	Ecológico	Histórico	Ecológico	Histórico
Inicial	-0.09	<0.0001	-251.7	132.1
Intermediário	-0.05	0.046	-211	93.56
Tardio	-0.065	0.042	-223.7	154.6

Efeitos da sucessão ecológica sobre o nicho alimentar dos lagartos – as análises de pseudocomunidades demonstraram que todas as taxocenoses encontram-se estruturadas quanto ao nicho alimentar (Tab. 3). Através do ranqueamento dos resíduos de sobreposição observada e simulada é possível notar que a taxocenose do estágio tardio apresenta um maior nível de estruturação quando comparada às outras duas que apresentam valores próximos, com o estágio

intermediário um pouco mais estruturado que o inicial (Tab. 3). As análises filogenéticas de componente principal revelaram um equilíbrio entre os fatores ecológicos recentes e históricos nas organizações das taxocenoses de todo gradiente sucessional (Tab. 4). Por fim, a única análise de regressão significativa foi entre a largura de nicho de cada área e a largura de nicho média das suas respectivas espécies ($y = 0.38x + 1.10$, $F_{1,4} = 28.40$, $p = 0.006$; Tab. 5), demonstrando assim, que as espécies expandem os seus nichos proporcionalmente ao aumento da disponibilidade de presas no ambiente.

Tabela 5. Largura de nicho de cada área amostrada na caatinga do Alto Sertão Sergipano, Brasil (B área) e a largura de nicho média das suas respectivas espécies (B espécies). **Estágio Inicial:** INI1 – Comunidade Mocambo, Porto da Folha; INI2 – Fazenda do Sr. João, Poço Redondo. **Estágio Intermediário:** INT1 – Monumento Natural Grota do Angico; INT2 – Fazenda Angico, anos em Poço Redondo. **Estágio Tardio:** TAR1 – Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco; TAR2 – Comunidade Mocambo, Porto da Folha.

Áreas	Nicho Espacial		Nicho Alimentar	
	B área	B espécies	B área	B espécies
INI1	1.94	1.46	6.36	3.58
INI2	2.09	1.38	4.99	2.84
INT1	2.67	1.50	5.49	3.50
INT2	1.88	1.29	3.71	2.32
TAR1	2.58	1.53	9.30	4.24
TAR2	1.45	1.50	8.32	4.62

Efeitos da sucessão ecológica sobre a estrutura filogenética das taxocenoses – as análises baseadas nos índices PD, MPD e MNTD, evidenciaram, em sua maioria, ausência de estrutura filogenética (Tab. 6). Apenas o estágio inicial apresentou-se estruturado quanto à distância filogenética média do vizinho mais próximo (MNTD). A única regressão significativa ocorreu entre o índice de diversidade filogenética (PD) e a variável PCA1 foi significativa e demonstrou uma relação positiva entre a variável filogenética e o avanço da sucessão (PD: $y = 0.06x + 4.2$, $F_{1,4} = 24.69$, $p = 0.008$). Enfim, considerando o NTI e o NRI, os estágios inicial e intermediário

apresentaram valores negativos, indicando que suas taxocenoses possuem um baixo número de espécies congêneres ou cofamiliares, com uma consequente dispersão filogenética.

Tabela 6. Métricas de estrutura filogenética e seus respectivos valores de significância (p) para as taxocenoses de lagartos dos estágios sucessionais amostrados na caatinga do Alto Sertão Sergipano. PD - Diversidade filogenética; MPD - Distância filogenética média entre os pares possíveis de todos os táxons na taxocenose; NRI - Índice de parentesco líquido; MNTD - Distância filogenética média do vizinho mais próximo; NTI - Índice líquido do táxon mais próximo.

Estágios	Métricas de estrutura filogenética							
	PD	p	MPD	p	NRI	MNTD	p	NTI
Inicial	3.33	0.07	1.18	0.29	-0.48	0.40	0.02	-2.11
Intermediário	5.31	0.10	1.19	0.09	-1.68	0.38	0.09	-1.58
Tardio	5.50	0.68	1.23	0.81	0.93	0.49	0.80	0.90

DISCUSSÃO

Fauna de lagartos amostrada – a fauna de lagartos amostrada é típica de outras regiões do semiárido nordestino, tais como a Estação Ecológica Raso da Catarina e o Parque Nacional do Catimbau, localizados respectivamente na Bahia e Alagoas, estados com o quais Sergipe faz fronteira a oeste, sul e norte do seu território (Garda *et al.*, 2013; Pedrosa *et al.*, 2014). As espécies mais abundantes no nosso estudo (*A. ocellifera*, *T. hispidus*, *T. semitaeniatus* e *G. geckoides*) são amplamente distribuídas na Caatinga, podendo também ser encontradas em outros biomas brasileiros, a exemplo do Cerrado e Mata Atlântica (Freitas & Pavie, 2002; Mesquita & Colli, 2003; Werneck & Colli, 2006; Freitas & Silva, 2007) e geralmente são as mais comuns em outros estudos realizados no semiárido nordestino (Vitt, 1995; Oliveira *et al.*, 2015; Ferreira *et al.*, 2017).

Estrutura do habitat nos estágios sucessionais – em Florestas Tropicais, o processo de regeneração do ambiente parece prosseguir e acumular espécies rapidamente (Letcher & Chazdon, 2009; Norden *et al.*, 2009; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). No geral, essas florestas

passam de um estado de simplificação ambiental, caracterizados pela presença de espécies pioneiras e uma baixa diversidade de espécies arbóreas, para fases de maior complexidade e heterogeneidade (Quesada *et al.*, 2009). Nossos resultados corroboram com essas afirmações, uma vez que encontramos diferenças significativas nas características estruturais do habitat entre os estágios sucessionais considerados. Como esperado, vemos um aumento nas abundância, riqueza e espessura das árvores com o avanço da sucessão e uma consequente diminuição na porcentagem de solo exposto e distanciamento entre as árvores. Finalmente, essas mudanças poderão ocasionar diferenças nas relações dos lagartos com o seu ambiente como veremos a seguir.

Gradiente sucessional e seus efeitos sobre abundância, riqueza e composição de espécies - em relação ao gradiente sucessional, nossos resultados indicaram que as abundâncias totais dos lagartos não variam entre os estágios sucessionais. Isto demonstra que possivelmente estes ambientes ofertem quantidades de recurso semelhantes para as suas respectivas taxocenoses, apesar das prováveis diferenças na diversidade destes, e consequentemente diferenças na abundância relativa das espécies (Connor & Simberloff, 1979; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). *Ameivula ocellifera*, mesmo sendo mais encontrada em áreas abertas e locais de grande isolamento, foi dominante em todos os estágios analisados, independente da redução insolação a medida que a sucessão avança. A Caatinga é caracterizada por uma vegetação arbustiva-arbórea decídua de folhas pequenas, o que possibilita uma maior penetração de luz solar na mata e, em última instância, pode favorecer espécies de lagartos que dependem de maiores temperaturas corporais a permanecerem sempre abundantes, independente do estado de conservação da vegetação (Prado, 2003a; Trovão *et al.*, 2007).

Por sua vez, os estágios inicial e tardio apresentaram diferenças na riqueza e composição de espécies, sendo o primeiro marcado por uma baixa riqueza e formado por espécies mais

generalistas. Diversos estudos demonstraram que a diversidade de lagartos (Busack & Bury, 1974; Martín & Lopez, 2002; Berriozabal-Islas *et al.*, 2017), pássaros (Taylor, 1986; Van-Vuren & Coblentz, 1987; Bowen & Kruse, 1993) e mamíferos (Laurance, 1994) diminuem com a perda da vegetação. Estes afirmam que a queda no número de espécies nestes locais ocorre principalmente devido às consequências secundárias da diminuição da abundância e complexidade da vegetação, ou seja, o aumento do rigor climático (*e.g.* elevação da temperatura do solo e radiação) e a diminuição na qualidade e quantidade de recursos (*e.g.* redução de manchas termorreguladoras, abrigos, alimento sítios reprodutivos e alimentos) afetarão as interações bióticas, resultando em maior competição inter e intra-específica, além de aumento da susceptibilidade à predação (Meier, 1993; Shine *et al.*, 2002; Bauer, 2003). Todos esses fatores, por sua vez, podem favorecer espécies generalistas em locais recém perturbados, uma vez que estas possuem amplos limites de tolerância e maiores larguras de nicho (Pianka, 2011), adaptando-se rapidamente às modificações na disponibilidade de recursos e ocupando rapidamente o habitat disponível (Rodrigues, 2005).

Por outro lado, a riqueza e composição de espécies do estágio intermediário não diferiu estatisticamente de nenhum outro, indicando que esses ambientes podem atuar como uma área de transição (*stepping stones*), abrigando espécies dos outros dois estágios. Dessa forma, nossos resultados corroboram com a Hipótese dos Distúrbios Intermediários, a qual afirma que a diversidade de espécies atinge o seu máximo nos estágios intermediários, pois haveria tempo suficiente entre o evento de perturbação para que um grande número de espécies se recuperasse, mas este não seria suficiente para permitir uma exclusão competitiva (Grime, 1973; Huston, 1979).

Efeitos da sucessão ecológica sobre o nicho espacial dos lagartos – sabe-se que o desmatamento de uma área ocasiona de imediato uma diminuição na disponibilidade de

microhabitats e refúgios para os lagartos (Kanowski *et al.*, 2006; Luja *et al.*, 2008; Dent & Wright, 2009). No nosso estudo, apenas a taxocenose do estágio inicial não se mostrou espacialmente estruturada. Duas possíveis explicações para isso é a não limitação na oferta de recursos nesse ambiente como sugerido acima, mesmo que eles sejam restritos em termos de heterogeneidade, e/ou a ausência de competição direta sobre o seu uso (Pianka, 1974; Connor & Simberloff, 1979). Desta forma, de um lado, vemos que as espécies com maior abundância nestes locais utilizam em maior quantidade os afloramentos rochosos ou o solo, recursos estes que não se alteram ou até aumentam a sua disponibilidade com o corte da floresta. Por sua vez, as espécies que compartilharam o mesmo espaço, podem apresentar pequenas divergências facilitadoras das suas coexistências. Por exemplo, o lagarto *G. geckoides*, é encontrado no folhiço e sobre as rochas, possui um pequeno porte e, provavelmente, diverge no tamanho das presas consumidas em relação aos lagartos saxícolas e ao lagarto *A. ocellifera*, que também faz uso da serapilheira (Vanzolini, 1953; Vitt, 1995). Mesmo que a origem dessas diferenças não seja uma resposta a coexistência, é notável que elas existem e certamente induzem a uma partição de nicho ecológico entre essas espécies. Ainda, *P. pollicaris*, *T. hispidus* e *T. semitaeniatus*, apesar de terem sido mais registradas em rochas (*P. pollicaris*: n = 100%; *T. hispidus*: n = 87.82%; e *T. semitaeniatus*: n = 90.99%) e possuírem tamanhos corpóreos semelhantes, apresentam diferenças nos seus períodos de atividade ou na forma de utilização do microhabitat (Vitt, 1986, 1995; Gomes *et al.*, 2015). *Phyllopezus pollicaris* tem hábito noturno e, portanto, segrega no nicho temporal com os *Tropidurus*. Já *T. hispidus* é considerada uma espécie habitat-generalista, podendo também ser encontrada sobre o solo, folhiço, troncos caídos e arbustos, fator este que pode equilibrar as suas interações com o seu congênere, o qual é especialista no uso de afloramentos rochosos (Van-Sluys *et al.*, 2004; Gomes *et al.*, 2015). Finalmente, mesmo que as espécies utilizem o microhabitat de forma diferenciada neste estágio de sucessão, o tempo decorrido desde a perturbação, pode ainda não ter sido suficiente para esta

taxocenose atingir uma estabilidade, onde as espécies alcançariam um equilíbrio resultante das interações ecológicas (Uetz *et al.*, 1979; Peres, 1997; Lambeets *et al.*, 2008).

Em seguida, ainda dentro da estrutura espacial, as taxocenoses dos estágios intermediário e tardio apresentaram níveis de organização muito próximos, possivelmente relacionados com as mudanças na estrutura e complexidade da vegetação, os quais são muito mais evidentes nos estágios iniciais de uma sucessão ecológica (DeWalt *et al.*, 2003; Quesada *et al.*, 2009). Portanto, nestes estágios vemos o retorno de espécies estritamente arborícolas, como *L. klugei* e *I. iguana*, e também de outras que requerem habitats mais complexos, como *A. mentalis*, *P. agmosticha* e *C. meridionalis* (Vitt, 1995; Rodrigues, 2005; Delfim & Freire, 2007). Outro cenário a sublinhar é a expansão do nicho de *P. pollicaris*, o qual encontrava-se restrito às rochas no estágio inicial e agora passou a ser mais registrado em tronco de árvores (estágio intermediário: uso de rochas: 13.64% dos indivíduos; uso de árvores: 86.37%; estágio tardio: uso de rochas: 45.13%; uso de árvores: 54.86%), demonstrando a capacidade de adaptação desta espécie frente às modificações do habitat durante a sucessão. Estudos anteriores com uma variedade de vertebrados indicam que o uso do habitat pode ser um traço extremamente plástico entre os lagartos, dependendo do ambiente onde a espécie esteja inserida (Richman & Price, 1992; Böhning-Gaese & Oberrath, 1999; Vitt *et al.*, 1999; Böhning-Gaese *et al.*, 2003; Ackerly *et al.*, 2006).

Investigando quais fatores poderiam ser determinantes na organização espacial das taxocenoses ao longo do gradiente sucessional, vemos a ação quase que exclusiva dos ecológicos atuais na taxocenose do estágio inicial e uma influência mais equilibrada entre ecologia e filogenia nas taxocenoses dos estágios intermediário e tardio. Apesar da nossa análise ser limitada quando realizada para o estágio inicial, devido ao baixo número de espécies consideradas, isso pode ser um sugestivo que as condições ambientais e o tempo de recuperação das taxocenoses sejam os principais fatores a selecionar e determinar as interações entre as

espécies. Deste modo, os fatores recentes podem estar agindo de forma a gerar uma maior divergência local em caracteres ecológicos e permitir que as espécies coexistam através do equilíbrio nas suas taxas de competição (Pianka, 1973; Winemiller & Pianka, 1990; Werneck *et al.*, 2009). Por sua vez, um tempo de recuperação superior a quinze anos se mostrou suficiente para que fatores históricos voltassem a atuar dentro do nicho espacial das taxocenoses de lagartos na Caatinga. Com o avanço das ferramentas computacionais e à luz das novas hipóteses filogenéticas, tem-se demonstrado que a ecologia de comunidades está cada vez mais ligada a história evolutiva das espécies (Webb, 2000; Webb *et al.*, 2002). Neste caso, então, a composição da taxocenose seria a união de várias espécies que possuem características ecológicas definidas por uma herança filogenética, porém diferentes o suficiente para possibilitar a entrada e coexistência das mesmas em um único local (Werneck *et al.*, 2009). Finalmente, analisando a segregação do nicho espacial, constatamos que os lagartos divergem mais na utilização dos recursos com aumento da sucessão do que em relação a riqueza de espécies. Este resultado evidencia mais uma vez a importância do tempo de formação das taxocenoses, mesmo que em pequenas escalas temporais, para o estabelecimento das relações interespecíficas.

Efeitos da sucessão ecológica sobre o nicho alimentar dos lagartos – considerando o nicho alimentar, todas as taxocenoses encontraram-se estruturadas, sendo formado um gradiente crescente de organização de acordo com o avanço da sucessão. Os estágios inicial e intermediário apresentaram valores muito próximos, o que pode ser resultado de um possível aumento no número de larvas de insetos após um forte volume de chuvas atípicas durante a amostragem do período seco das duas áreas intermediárias e da inicial localizadas no município de Poço Redondo. A Caatinga é um ambiente imprevisível e isto acaba por modelar a vida animal neste Bioma (Leal *et al.*, 2005). Como estudos realizados evidenciam que durante a

estação chuvosa algumas espécies apresentam preferência por larvas de insetos (Gomes *et al.*, 2015; Ferreira *et al.*, 2017), isto pode ter interferido na eletividade das presas pelos lagartos e, em última instância, nas suas sobreposições de nicho. Por sua vez, o maior nível de estruturação da taxocenose do estágio tardio era esperado, visto que nesses locais ocorrem uma maior riqueza e abundância de invertebrados (Vasconcelos, 1999; Gobbi *et al.*, 2006; Philpott & Armbrrecht, 2006; Hopp *et al.*, 2010; Vasconcellos *et al.*, 2010) e, por isso, as espécies poderiam optar pelo recurso que lhes fossem mais palatáveis, segregando os seus nichos e evitando um conflito direto umas com as outras (Werneck *et al.*, 2009).

Estrutura alimentar já foi relatada para regiões de matas secas, como a Caatinga e enclaves de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas no Cerrado (Vitt, 1995; Werneck *et al.*, 2009). Nestas regiões, as restrições filogenéticas das espécies durante a montagem das taxocenoses pode ser o principal preditor dos padrões observados (Brooks & McLennan, 1993; Vitt, 1995; Werneck *et al.*, 2009). Nossos resultados confirmam, em parte, esta afirmação, uma vez que a pPCA apesar de ter indicado a presença de efeitos históricos atuantes na determinação da organização alimentar das nossas taxocenoses, estes não foram mais fortes que os atuais. Porque florestas secundárias apresentam maior homogeneidade na disponibilidade de recursos alimentares (invertebrados) quando comparadas a florestas primárias, as espécies podem estar sendo forçadas a terem uma maior plasticidade na utilização dos recursos disponíveis frente a sua história evolutiva (Vrcibradic & Rocha, 1998; Quesada *et al.*, 2009; Mesquita *et al.*, 2015).

Efeitos da sucessão ecológica sobre a estrutura filogenética das taxocenoses – a estrutura filogenética é uma recente ferramenta para detecção dos processos fundamentais de formação das taxocenoses (Webb *et al.*, 2002; Pausas & Verdú, 2010; Savage & Cavender-Bares, 2012; Bello *et al.*, 2013). Ao tentarmos detectar as forças atuantes (interações ecológicas ou filtros ambientais) nas taxocenoses de lagartos dos diferentes estágios sucessionais, verificamos uma

estruturação somente no estágio inicial no que se refere ao índice MNTD, com a sua forma estandardizada (NTI) mostrando-se negativa. Isto nos sugere que esse local apresenta um baixo número de espécies congêneres, provavelmente devido a um processo de exclusão competitiva frente a ação da filogenia. Desta forma, vemos que apesar do estágio tardio já apresentar índices positivos de NTI e NRI (o que poderia sugerir uma possível ação filogenética na montagem da sua taxocenose), o pouquíssimo tempo de recuperação desses ambientes, frente ao tempo de origem e estabelecimento da Caatinga (Prado & Gibbs, 1993; Behling *et al.*, 2000), pode não ser suficiente para que estruturas resultantes da força filogenética apareçam nas taxocenoses em recuperação.

Concluindo, vemos que a recuperação do habitat teve efeitos significativos sobre as taxocenoses de lagartos do semiárido sergipano e sugerimos que ambientes em estágios intermediários são importantes fontes de manutenção da diversidade de espécies. Além disso, verificamos na maioria dos casos que os níveis de organização das taxocenoses tendem a aumentar com o avanço da sucessão, o que reforça a importância do tempo de regeneração no estabelecimento e equilíbrio das relações entre as espécies de lagartos (Uetz *et al.*, 1979; Peres, 1997; Lambeets *et al.*, 2008). Por fim, fatores ecológicos recentes parecem ser os principais responsáveis pela padrões de organização e formação das taxocenoses de florestas secundárias ocorrentes no núcleo “Caatinga” das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Sáber, A.N. 1974. *O domínio morfoclimático das caatingas brasileiras*. Universidade de São Paulo, Instituto de Geografia, São Paulo. 43p.
- Ackerly, D.D., D.W. Schwilk & C.O. Webb. 2006. Niche evolution and adaptive radiation: testing the order of trait divergence. *Ecology*, 87: S50-S61.

- Aide, T.M., J.K. Zimmerman, J.B. Pascarella, L. Rivera & H. Marciano-Vega. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 8: 328-338.
- Alvarez-Berríos, N., M. Campos-Cerqueira, A. Hernández-Serna, C.J. Amanda Delgado, F. Román-Dañobeytia & T.M. Aide. 2016. Impacts of small-scale gold mining on birds and anurans near the Tambopata Natural Reserve, Peru, assessed using passive acoustic monitoring. *Tropical Conservation Science*, 9: 832-851.
- Andrade-Lima, D. 1981. The caatingas dominium. *Revista Brasileira de Botanica*, 4: 149-153.
- Arroyo-Rodríguez, V., F.P. Melo, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, R.L. Chazdon, J.A. Meave, N. Norden, B.A. Santos, I.R. Leal & M. Tabarelli. 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 92: 326-340.
- Bauer, A.M. 2003. Gekkonidae, Geckos. In: S.M. Goodman & J.P. Benstead (eds.). *The natural history of Madagascar*. Pp: 973-977.
- Behling, H., H.W. Arz, J. Pätzold & G. Wefer. 2000. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Science Reviews*, 19: 981-994.
- Bello, F.d., S. Lavorel, S. Lavergne, C.H. Albert, I. Boulangeat, F. Mazel & W. Thuiller. 2013. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography*, 36: 393-402.
- Berriozabal-Islas, C., L.M. Badillo-Saldaña, A. Ramírez-Bautista & C.E. Moreno. 2017. Effects of habitat disturbance on lizard functional diversity in a tropical dry forest of the pacific coast of Mexico. *Tropical Conservation Science*, 10: 1-11.
- Böhning-Gaese, K. & R. Oberrath. 1999. Phylogenetic effects on morphological, life-history, behavioural and ecological traits of birds. *Evolutionary Ecology Research*, 1: 347-364.
- Böhning-Gaese, K., M.D. Schuda & A.J. Helbig. 2003. Weak phylogenetic effects on ecological niches of *Sylvia* warblers. *Journal of Evolutionary Biology*, 16: 956-965.
- Bowen, B.S. & A.D. Kruse. 1993. Effects of grazing on nesting by upland sandpipers in southcentral North Dakota. *The Journal of Wildlife Management*, 57: 291-301.
- Brooks, D.R. & D.A. McLennan. 1993. Historical ecology: examining phylogenetic components of community evolution. In: R.E. Ricklefs & D. Schluter (eds.). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago. Pp: 267-280.
- Busack, S.D. & R.B. Bury. 1974. Some effects of off-road vehicles and sheep grazing on lizard populations in the Mojave Desert. *Biological Conservation*, 6: 179-183.
- Castellano, M.J. & T.J. Valone. 2006. Effects of livestock removal and perennial grass recovery on the lizards of a desertified arid grassland. *Journal of Arid Environments*, 66: 87-95.

- Cavender-Bares, J., D.D. Ackerly, D.A. Baum & F.A. Bazzaz. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, 163: 823-843.
- Chazdon, R.L., S.G. Letcher, M. Van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers & B. Finegan. 2007. Rates of change in tree communities of secondary neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 362: 273-289.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecology*, 18: 117-143.
- Colston, T.J., G.C. Costa & L.J. Vitt. 2010. Snake diets and the deep history hypothesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101: 476-486.
- Connor, E.F. & D. Simberloff. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology*, 60: 1132-1140.
- Cosentino, B.J., R.L. Schooley, B.T. Bestelmeyer & J.M. Coffman. 2013. Response of lizard community structure to desert grassland restoration mediated by a keystone rodent. *Biodiversity and Conservation*, 22: 921-935.
- Crawley, M.J. 2012. *The R book*. 2 edition. John Wiley & Sons, Chichester, UK. 1076p.
- D'Cruze, N. & S. Kumar. 2011. Effects of anthropogenic activities on lizard communities in northern Madagascar. *Animal Conservation*, 14: 542-552.
- De Souza, V.M., M.B. De Souza & E.F. Morato. 2008. Efeitos da sucessão florestal sobre a anurofauna (Amphibia: Anura) da Reserva Catuaba e seu entorno, Acre, Amazônia sul-ocidental *Revista Brasileira de Zoologia*, 25: 49-57.
- Delfim, F.R. & E.M.X. Freire. 2007. Os lagartos Gimnoftalmídeos (Squamata: Gymnophthalmidae) do Cariri Paraibano e do Seridó do Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil: considerações acerca da distribuição geográfica e ecologia. *Oecologia Australis*, 11: 365-382.
- Dent, D.H. & S.J. Wright. 2009. The future of tropical species in secondary forests: a quantitative review. *Biological Conservation*, 142: 2833-2843.
- DeWalt, S.J., S.K. Maliakal & J.S. Denslow. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management*, 182: 139-151.
- Ding, Y., R. Zang, S.G. Letcher, S. Liu & F. He. 2012. Disturbance regime changes the trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forests. *Oikos*, 121: 1263-1270.
- Faith, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61: 1-10.
- Ferreira, A.S., A.O. Silva, B.M. Conceicao & R.G. Faria. 2017. The diet of six species of lizards in an area of Caatinga, Brazil. *Herpetological Journal*, 26: 151-160.

- Flynn, D.F.B., M. Gogol-Prokurat, T. Nogeire, N. Molinari, B.T. Richers, B.B. Lin, N. Simpson, M.M. Mayfield & F. DeClerck. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12: 22-33.
- Freitas, M.A. & I. Pavie. 2002. *Guia de répteis da região metropolitana de Salvador e litoral norte da Bahia*. Editora Malha-de-sapo-publicações, Brasil. 72p.
- Freitas, M.A. & T.F.S. Silva. 2007. *A herpetofauna das caatingas e áreas de altitudes do Nordeste Brasileiro*. USEB, Pelotas. 384p.
- García-Morales, R., C.E. Moreno, E.I. Badano, I. Zuria, J. Galindo-González, A.E. Rojas-Martínez & E.S. Ávila-Gómez. 2016. Deforestation impacts on bat functional diversity in tropical landscapes. *PloS one*, 11: e0166765.
- Garda, A.A., T.B. Costa, C.R. Santos-Silva, D.O. Mesquita, R.G. Faria, B.M. Conceição, I.R.S. Silva, A.S. Ferreira, S.M. Rocha, C.N.S. Palmeira, R. Rodrigues, S.F. Ferrari & S. Torquato. 2013. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga I: Raso da Catarina Ecological Station (Bahia, Brazil). *Check List*, 9: 405-414.
- Gardner, T.A., M.A. Ribeiro-Júnior, J. Barlow, T.C.S. Ávila-Pires, M.S. Hoogmoed & C.A. Peres. 2007. The value of primary, secondary, and plantation forests for a neotropical herpetofauna. *Conservation Biology*, 21: 775-787.
- Gardner, T.A., J. Barlow, R. Chazdon, R.M. Ewers, C.A. Harvey, C.A. Peres & N.S. Sodhi. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters*, 12: 561-582.
- Gobbi, M., F.D. Bernardi, M. Pelfini, B. Rossaro & P. Brandmayr. 2006. Epigeal arthropod succession along a 154-year glacier foreland chronosequence in the Forni Valley (Central Italian Alps). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 38: 357-362.
- Gomes, F.F.A., F.L.S. Caldas, R.A. Santos, B.D. Silva, D.O. Santana, S.M. Rocha, A.S. Ferreira & R.G. Faria. 2015. Patterns of space, time and trophic resource use by *Tropidurus hispidus* and *T. semitaeniatus* in an area of Caatinga, northeastern Brazil. *Herpetological Journal*, 25: 27-39.
- Gonthier, D.J., K.K. Ennis, S. Farinas, H.-Y. Hsieh, A.L. Iverson, P. Batáry, J. Rudolphi, T. Tschamtker, B.J. Cardinale & I. Perfecto. 2014. Biodiversity conservation in agriculture requires a multi-scale approach. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281: 20141358.
- Gotelli, N.J. & R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379-391.
- Gotelli, N.J. & G.L. Entsminger. 2010. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0.
- Grime, J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242: 344-347.
- Guariguata, M.R. & R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148: 185-206.

- Hansen, M.C., P.V. Potapov, R. Moore, M. Hancher, S. Turubanova, A. Tyukavina, D. Thau, S.V. Stehman, S.J. Goetz & T.R. Loveland. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 342: 850-853.
- Herrera-Montes, A. & N. Brokaw. 2010. Conservation value of tropical secondary forest: a herpetofaunal perspective. *Biological Conservation*, 143: 1414-1422.
- Hopp, P.W., R. Ottermanns, E. Caron, S. Meyer & M. Rob-Nickoll. 2010. Recovery of litter inhabiting beetle assemblages during forest regeneration in the Atlantic forest of Southern Brazil. *Insect Conservation and Diversity*, 3: 103-113.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113: 81-101.
- Jombart, T. & S. Dray. 2010. Adephylo: exploratory analyses for the phylogenetic comparative method. *Bioinformatics*, 26: 1-21.
- Jombart, T., S. Dray & A.E. Bilgrau. 2017. Adephylo: Exploratory Analyses for the Phylogenetic Comparative Method. R package version 1.1-11.
- Kanowski, J.J., T.M. Reis, C.P. Catterall & S.D. Piper. 2006. Factors affecting the use of reforested sites by reptiles in cleared rainforest landscapes in tropical and subtropical Australia. *Restoration Ecology*, 14: 67-76.
- Kembel, S.W., P.D. Cowan, M.R. Helmus, W.K. Cornwell, H. Morlon, D.D. Ackerly, S.P. Blomberg & C.O. Webb. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26: 1463-1464.
- Lambeets, K., M.L. Vandegehuchte, J.P. Maelfait & D. Bonte. 2008. Understanding the impact of flooding on trait-displacements and shifts in assemblage structure of predatory arthropods on river banks. *Journal of Animal Ecology*, 77: 1162-1174.
- Laurance, W.F. 1994. Rainforest fragmentation and the structure of small mammal communities in tropical Queensland. *Biological Conservation*, 69: 23-32.
- Leal, I.R., J.M.C. Silva, M. Tabarelli & T.E. Lacher Jr. 2005. Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. *Megadiversidade*, 1: 139-146.
- Lebrija-Trejos, E., J.A. Meave, L. Poorter, E.A. Pérez-García & F. Bongers. 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12: 267-275.
- Letcher, S.G. & R.L. Chazdon. 2009. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 41: 608-617.
- Letcher, S.G., R.L. Chazdon, A.C.S. Andrade, F. Bongers, M. van Breugel, B. Finegan, S.G. Laurance, R.C.G. Mesquita, M. Martínez-Ramos & G.B. Williamson. 2012. Phylogenetic community structure during succession: evidence from three Neotropical forest sites. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14: 79-87.

- Luja, V.H., S. Herrando-Pérez, D. González-Solís & L. Luiselli. 2008. Secondary rain forests are not havens for reptile species in tropical Mexico. *Biotropica*, 40: 747-757.
- Martín, J. & P. Lopez. 2002. The effect of Mediterranean dehesa management on lizard distribution and conservation. *Biological Conservation*, 108: 213-219.
- Meier, H. 1993. Neues über einige Taxa der Gattung *Phelsuma* auf Madagaskar, mit Beschreibung zweier neuer Formen. *Salamandra*, 29: 119-132.
- Meiners, S.J., M.W. Cadotte, J.D. Fridley, S.T.A. Pickett & L.R. Walker. 2015. Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities. *Functional Ecology*, 29: 154-164.
- Melo, F.P.L., V. Arroyo-Rodríguez, L. Fahrig, M. Martínez-Ramos & M. Tabarelli. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 28: 462-468.
- Mesquita, D.O. & G.R. Colli. 2003. Geographical variation in the ecology of populations of some Brazilian species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae). *Copeia*, 2003: 285-298.
- Mesquita, D.O., G.R. Colli & L.J. Vitt. 2007. Ecological release in lizard assemblages of Neotropical savannas. *Oecologia*, 153: 185-195.
- Mesquita, D.O., G.R. Colli, D.L. Pantoja, D.B. Shepard, C. Vieira, H. Gustavo & L.J. Vitt. 2015. Juxtaposition and disturbance: disentangling the determinants of lizard community structure. *Biotropica*, 47: 595-605.
- Neves, F.S., R.F. Braga, M.M. Espírito-Santo, J.H.C. Delabie, G.W. Fernandes & G.A. Sanchez-Azofeifa. 2010. Diversity of arboreal ants in a Brazilian tropical dry forest: effects of seasonality and successional stage. *Sociobiology*, 56: 177-194.
- Nichols, O.G. & F.M. Nichols. 2003. Long-term trends in faunal recolonization after bauxite mining in the jarrah forest of southwestern Australia. *Restoration Ecology*, 11: 261-272.
- Nimer, E. 1972. Climatologia da região Nordeste do Brasil. Introdução à Climatologia Dinâmica. *Revista Brasileira de Geografia*, 34: 03-51.
- Norden, N., R.L. Chazdon, A. Chao, Y.H. Jiang & B. Vélchez-Alvarado. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*, 12: 385-394.
- Norden, N., R.C.G. Mesquita, T.V. Bentos, R.L. Chazdon & G.B. Williamson. 2011. Contrasting community compensatory trends in alternative successional pathways in central Amazonia. *Oikos*, 120: 143-151.
- Oksanen, J., F.G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P.R. Minchin, R.B. O'hara, G.L. Simpson, P. Solymos, M.H.H. Stevens, E. Szoecs & H. Wagner. 2017. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-5.
- Oliveira, E.F., M. Gehara, V.A. São-Pedro, X. Chen, E.A. Myers, F.T. Burbrink, D.O. Mesquita, A.A. Garda, G.R. Colli & M.T. Rodrigues. 2015. Speciation with gene flow in whiptail lizards from a Neotropical xeric biome. *Molecular Ecology*, 24: 5957-5975.

- Paradis, E., J. Claude & K. Strimmer. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20: 289-290.
- Pausas, J.G. & M. Verdú. 2010. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience*, 60: 614-625.
- Pedrosa, I.M.M.C., T.B. Costa, R.G. Faria, F.G.R. França, D.O. Laranjeiras, T.C.S.P. Oliveira, C.N.S. Palmeira, S. Torquato, T. Mott, G.H.C. Vieira & A.A. Garda. 2014. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga III: The Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. *Biota Neotropica*, 14.
- Pennington, R.T., D.E. Prado & C.A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27: 261-273.
- Pennington, R.T., G.P. Lewis & J.A. Ratter. 2006. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests. In: R.T. Pennington, G.P. Lewis & J.A. Ratter (eds.). *Neotropical savannas and the seasonally dry forests*. CRC Press Taylor & Francis Group, Boca Raton. Pp: 1-29
- Peres, C.A. 1997. Primate community structure at twenty western Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology*, 13: 381-405.
- Peres-Neto, P.R., M.A. Leibold & S. Dray. 2012. Assessing the effects of spatial contingency and environmental filtering on metacommunity phylogenetics. *Ecology*, 93: S14-S30.
- Perry, G. & T. Garland. 2002. Lizard home ranges revisited: effects of sex, body size, diet, habitat, and phylogeny. *Ecology*, 83: 1870-1885.
- Philpott, S.M. & I. Armbrecht. 2006. Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology*, 31: 369-377.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.
- Pianka, E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71: 2141-2145.
- Pianka, E.R. 2011. *Evolutionary Ecology*. 7 edition. e-Book, USA. 512p.
- Pianka, E.R. & S.E. Goodyear. 2012. Lizard responses to wildfire in arid interior Australia: long-term experimental data and commonalities with other studies. *Austral Ecology*, 37: 1-11.
- Pike, D.A., J.K. Webb & R. Shine. 2011. Removing forest canopy cover restores a reptile assemblage. *Ecological Applications*, 21: 274-280.
- Prado, D.E. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany*, 57: 437-461.

- Prado, D.E. 2003a. As caatingas da América do Sul. In: I.R. Leal, M. Tabarelli & J.M.C. Silva (eds.). *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária da UFPE, Recife. Pp: 3-73.
- Prado, D.E. 2003b. As caatingas da América do Sul. In: I.R. Leal, M. Tabarelli & J.M.C. Silva (eds.). *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária da UFPE, Recife. Pp: 03-74.
- Prado, D.E. & P.E. Gibbs. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80: 902-927.
- Pyron, R.A., F.T. Burbrink & J.J. Wiens. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13: 93.
- Quesada, M., G.A. Sanchez-Azofeifa, M. Alvarez-Anorve, K.E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M.M. Espírito-Santo, M. Fagundes & G.W. Fernandes. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258: 1014-1024.
- Réjou-Méchain, M., O. Flores, R. Pélissier, A. Fayolle, N. Fauvet & S. Gourlet-Fleury. 2014. Tropical tree assembly depends on the interactions between successional and soil filtering processes. *Global Ecology and Biogeography*, 23: 1440-1449.
- Richman, A.D. & T. Price. 1992. Evolution of ecological differences in the Old World leaf warblers. *Nature*, 355: 817.
- RMFC. 2005. *Protocolo de medições de parcelas permanentes*. Associação de Plantas do Nordeste, Brasil. 21p.
- Rocha, C.F.D. & H.G. Bergallo. 1997. Intercommunity variation in the distribution of abundance of dominant lizard species in restinga habitats. *Ciência e Cultura*, 49: 269-274.
- Rodrigues, M.T. 2005. Herpetofauna da Caatinga. In: I.R. Leal, M. Tabarelli & J.M.C. Silva (eds.). *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universidade UFPE, Recife. Pp: 181-236.
- Ryberg, W.A. & L.A. Fitzgerald. 2016. Landscape composition, not connectivity, determines metacommunity structure across multiple scales. *Ecography*, 39: 932-941.
- Sá, I.B., G.R. Riché & G.A. Fotius. 2004. As paisagens e o processo de degradação do semi-árido nordestino. In: J.M.C. Silva, M. Tabarelli, M.T. Fonseca & L.V. Lins (eds.). *Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação*. Ministério do Meio Ambiente/ Universidade Federal de Pernambuco, Brasília. Pp: 17-36.
- Santos, A.F. & J.A. Andrade. 1992. *Caracterização e delimitação do semiárido sergipano*. CNPq/UFS, Aracaju.
- Savage, J.A. & J. Cavender-Bares. 2012. Habitat specialization and the role of trait lability in structuring diverse willow (genus *Salix*) communities. *Ecology*, 93: S138-S150.

- Schowalter, T.D. 2016. *Insect ecology: an ecosystem approach*. 4 edition. Academic Press, USA. 774p.
- Shine, R., E.G. Barrott & M.J. Elphick. 2002. Some like it hot: effects of forest clearing on nest temperatures of montane reptiles. *Ecology*, 83: 2808-2815.
- Silva, P.S.D., I.R. Leal, R. Wirth, F.P.L. Melo & M. Tabarelli. 2012. Leaf-cutting ants alter seedling assemblages across second-growth stands of Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Tropical Ecology*, 28: 361-368.
- Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688.
- Suazo-Ortuño, I., J. Alvarado-Díaz, E. Mendoza, L. López-Toledo, N. Lara-Urbe, C. Márquez-Camargo, J.G. Paz-Gutiérrez & J.D. Rangel-Orozco. 2015. High resilience of herpetofaunal communities in a human-modified tropical dry forest landscape in western Mexico. *Tropical Conservation Science*, 8: 396-423.
- Taylor, D.M. 1986. Effects of cattle grazing on passerine birds nesting in riparian habitat. *Journal of Range Management*, 39: 254-258.
- Trovão, D.M.B.M., P.D. Fernandes, L.A. Andrade & J.D. Neto. 2007. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 11: 307-311.
- Uetz, G.W., K.L. Van Der Laan, G.F. Summers, P.A. Gibson & L.L. Getz. 1979. The effects of flooding on floodplain arthropod distribution, abundance and community structure. *American Midland Naturalist*, 101: 286-299.
- United Nations. 2013. World population prospects: the 2012 Revision. *United Nations, New York*.
- Vamosi, S.M., S.B. Heard, J.C. Vamosi & C.O. Webb. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, 18: 572-592.
- Van-Sluys, M., C.F.D. Rocha, D. Vrcibradic, C.A.B. Galdino & A.F. Fontes. 2004. Diet, activity, and microhabitat use of two syntopic *Tropidurus* species (Lacertilia: Tropiduridae) in Minas Gerais, Brazil. *Journal of Herpetology*, 38: 606-611.
- Van-Vuren, D. & B.E. Coblentz. 1987. Some ecological effects of feral sheep on Santa Cruz Island, California, USA. *Biological Conservation*, 41: 253-268.
- Vanzolini, P.E. 1953. Sobre a diferenciação geográfica de *Gymnodactylus geckoides* (Sauria, Gekkonidae). *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia*, 11: 225-262.
- Vasconcelos, H.L. 1999. Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, 8: 407-418.
- Vasconcellos, A., A.G. Bandeira, F.M.S. Moura, V.F.P. Araújo, M.A.B. Gusmão & R. Constantino. 2010. Termite assemblages in three habitats under different disturbance regimes in the semi-arid Caatinga of NE Brazil. *Journal of Arid Environments*, 74: 298-302.

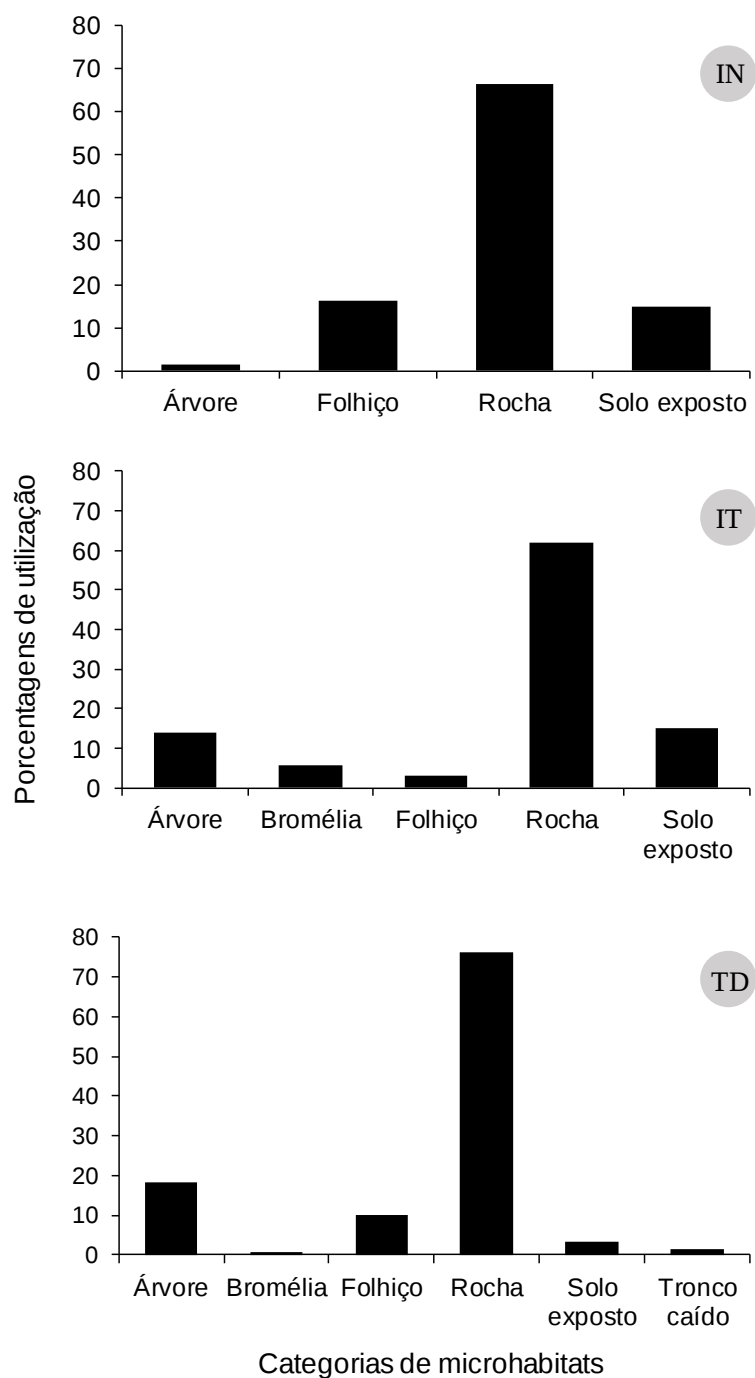
- Velloso, A.L., E.V.S.B. Sampaio & F.G.C. Pareyn. 2002. *Ecorregiões propostas para o Bioma caatinga*. Associação de Plantas do Nordeste/ Instituto de Conservação Ambiental, Recife. 75p.
- Vitt, L.J. 1986. Reproductive tactics of sympatric gekkonid lizards with a comment on the evolutionary and ecological consequences of invariant clutch size. *Copeia*, 1986: 773-786.
- Vitt, L.J. 1990. The influence of foraging mode and phylogeny on seasonality of tropical lizard reproduction. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 37: 107-123.
- Vitt, L.J. 1995. *The ecology of tropical lizards in the Caatinga of Northeast Brazil*. Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma, Norman, Oklahoma. 29p.
- Vitt, L.J. & E.R. Pianka. 2005. Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 7877-7881.
- Vitt, L.J., T. Avila-Pires, J.P. Caldwell & V.R.L. Oliveira. 1998. The impact of individual tree harvesting on thermal environments of lizards in amazonian rain forest. *Conservation Biology*, 12: 654-664.
- Vitt, L.J., P.A. Zani & M.C. Espósito. 1999. Historical ecology of Amazonian lizards: implications for community ecology. *Oikos*, 87: 286-294.
- Vitt, L.J., G.R. Colli, J.P. Caldwell, D.O. Mesquita, A.A. Garda & F.G.R. França. 2007. Detecting variation in microhabitat use in low-diversity lizard assemblages across small-scale habitat gradients. *Journal of Herpetology*, 41: 654-663.
- Vrcibradic, D. & C.F.D. Rocha. 1998. The ecology of the skink *Mabuya frenata* in an area of rock outcrops in Southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 32: 229-237.
- Webb, C.O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156: 145-155.
- Webb, C.O., D.D. Ackerly, M.A. McPeck & M.J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 475-505.
- Werneck, F.P. & G.R. Colli. 2006. The lizard assemblage from Seasonally Dry Tropical Forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic Arc. *Journal of Biogeography*, 33: 1983-1992.
- Werneck, F.P., G.R. Colli & L.J. Vitt. 2009. Determinants of assemblage structure in Neotropical dry forest lizards. *Austral Ecology*, 34: 97-115.
- Winemiller, K.O. & E.R. Pianka. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs*, 60: 27-55.
- Wright, S.J. & H.C. Muller-Landau. 2006. The future of tropical forest species. *Biotropica*, 38: 287-301.

APÊNDICE

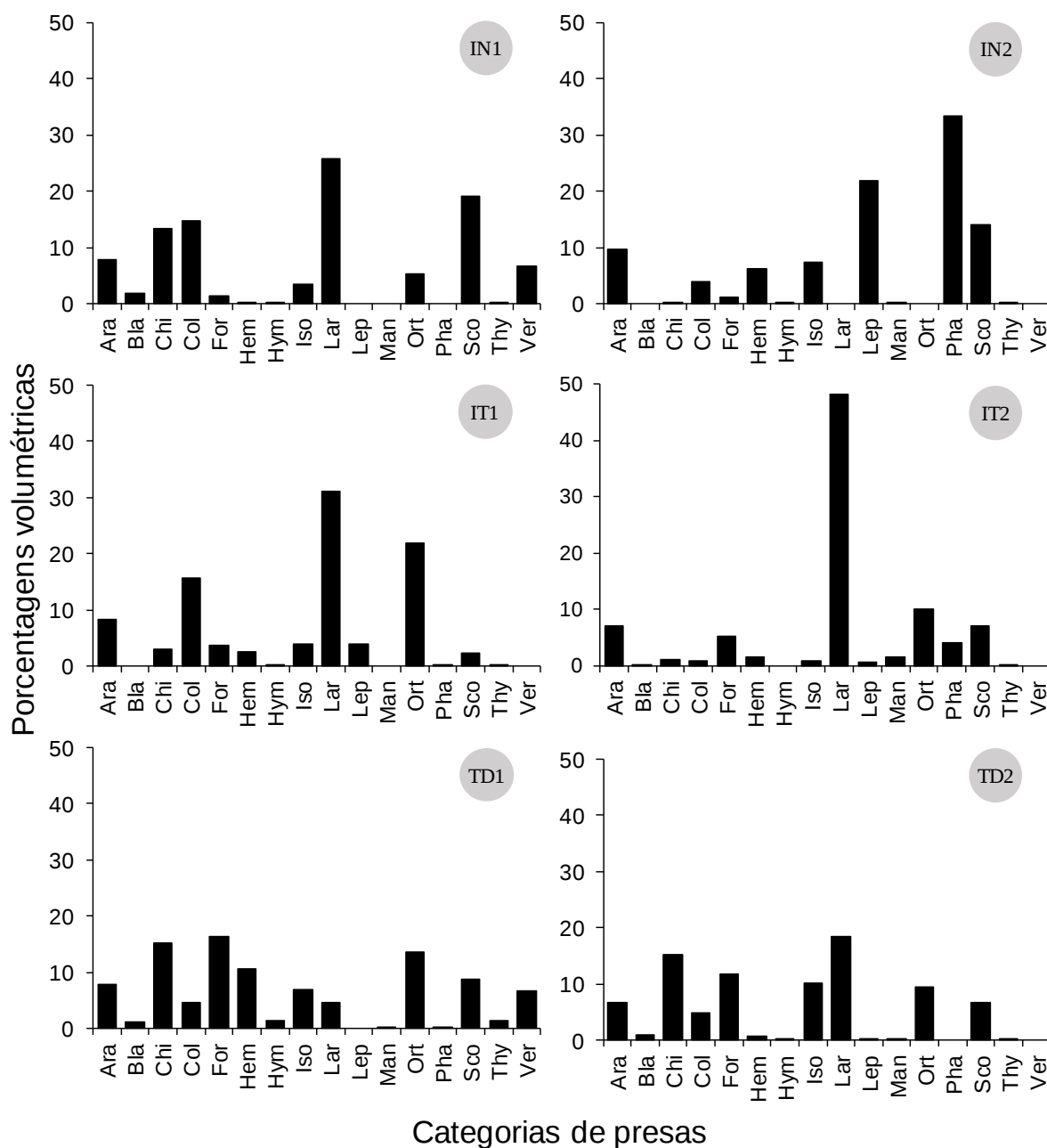
Apêndice 1. Número de estômagos triados, número de itens alimentares e número de categorias de presa (numérica e volumétrica) para os estágios sucessionais da caatinga do Alto Sertão Sergipano, Brasil.

Estágio	N itens alimentares	N estômagos com conteúdo	N categorias numéricas	N categorias volumétricas
Inicial	1178	391	24	21
Intermediário	2051	680	28	24
Tardio	2281	742	28	26

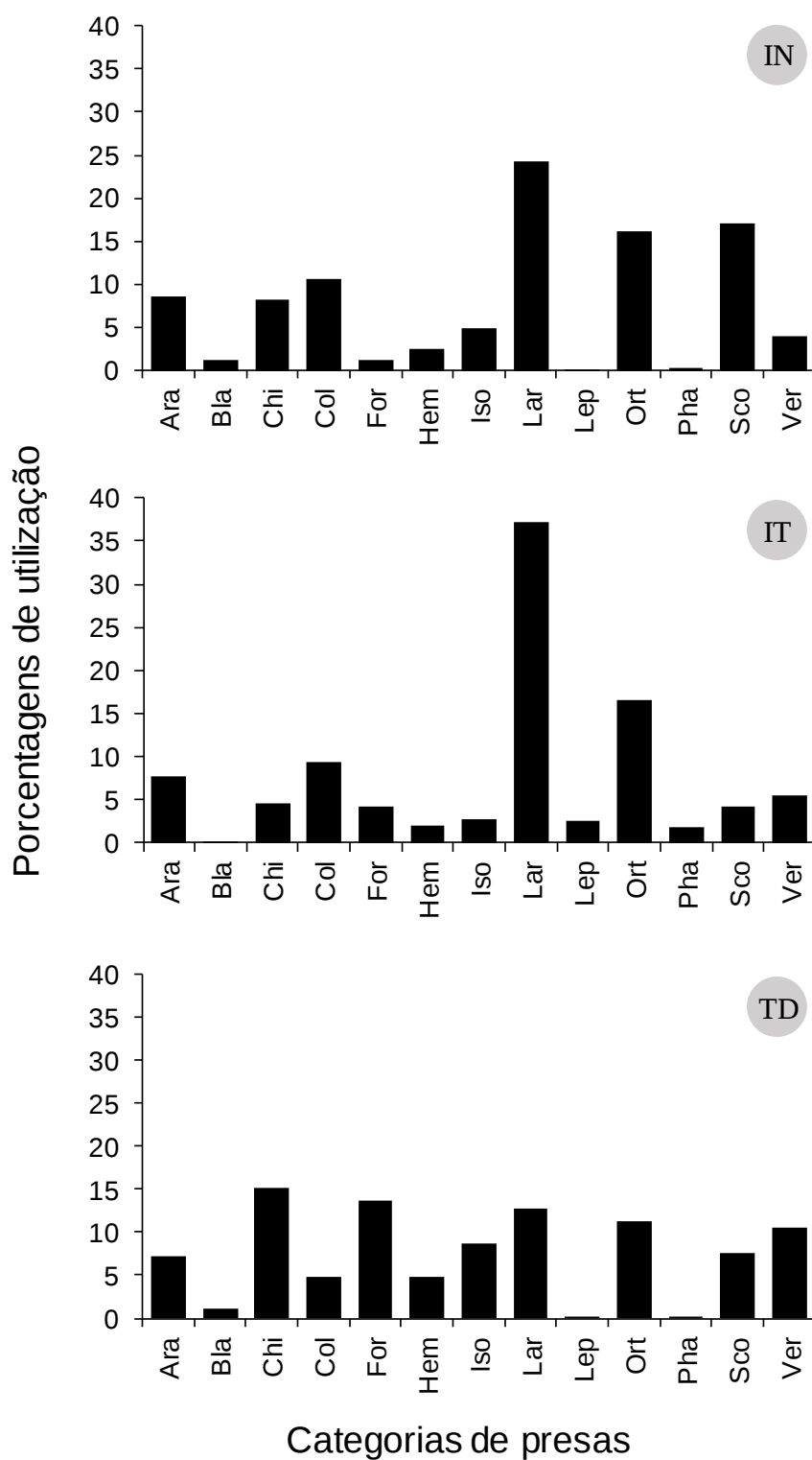
Apêndice 2. Representatividade das categorias de microhabitat utilizados ao longo do gradiente sucessional estabelecido no Alto Sertão Sergipano, Brasil (apenas categorias com porcentagem maior que 1 foram representadas). IN – Estágio Inicial; IT – Estágio Intermediário; TD – Estágio Tardio.



Apêndice 3. Representatividade das categorias de presas utilizadas, em porcentagem volumétrica, para cada área de Caatinga amostrada no Alto Sertão Sergipano, Brasil (apenas categorias com porcentagem maior que 1 foram representadas). **Estágio Inicial:** IN1 – Comunidade Mocambo, Porto da Folha; IN2 – Fazenda do Sr. João, Poço Redondo. **Estágio Intermediário:** IT1 – Monumento Natural Grotta do Angico; IT2 – Fazenda Angico, ambos em Poço Redondo. **Estágio Tardio:** TD1 – Fazenda Jerimum, Canindé de São Francisco; TD2 – Comunidade Mocambo, Porto da Folha. Ara – Araneae; Bla – Blattaria; Chi – Chilopoda; Col – Coleoptera; For – Formicidae; Hem – Hemiptera; Hym – Hymenoptera; Iso – Isoptera; Lar – Larva de inseto; Lep – Lepidoptera; Man – Mantodea; Ort – Orthoptera; Pha – Phasmatodea; Sco – Scorpiones; Thy – Thysanura; Ver – Vertebrata.



Apêndice 4. Representatividade das categorias de presas utilizadas, em porcentagem volumétrica, ao longo do gradiente sucessional estabelecido no Alto Sertão Sergipano, Brasil (apenas categorias com porcentagem maior que 1 foram representadas). Ara – Araneae; Bla – Blattaria; Chi – Chilopoda; Col – Coleoptera; For – Formicidae; Hem – Hemiptera; Iso – Isoptera; Lar – Larva de inseto; Lep – Lepidoptera; Ort – Orthoptera; Pha – Phasmatodea; Sco – Scorpiones; Ver – Vertebrata.



CONSIDERAÇÕES FINAIS

A Caatinga ainda é um grande desafio para o conhecimento científico, pois ao mesmo tempo que possui uma biodiversidade singular e um elevado número de endemismos, é um dos biomas que mais sofrem com a desenfreada degradação do habitat. Em relação aos anfíbios e répteis, ela abriga uma das maiores diversidades quando comparada a outras formações sob condições climáticas semelhantes. Todavia, não diferente do que acontece com outros grupos animais, a herpetofauna ainda é considerada subamostrada, com trabalhos sendo desenvolvidos principalmente dentro de unidades de conservação, fator limitante da amostragem a poucos pontos por estado (Rodrigues, 2005a, b). Neste sentido, nosso estudo sobre as espécies de lagartos que ocorrem na região do Alto Sertão Sergipano é de grande importância, uma vez que ela abriga uma parcela significativa dos lagartos da Caatinga e praticamente são inexistentes informações sobre ela na literatura. Porém, pesquisas futuras são necessárias e devem se concentrar principalmente em áreas não amostradas para que assim, a partir do conhecimento prévio da distribuição das espécies, perguntas de maior complexidade possam ser elaboradas, hipóteses testadas e planos traçados para esta região.

Uma questão central na ecologia é o entendimento dos processos responsáveis pela formação e manutenção das taxocenoses num dado espaço geográfico. Porém, relacionar as suas estruturas a agentes causais e determinar se os padrões observados são resultado de interações no presente ou no passado não tem sido fácil. Levando em consideração que a Caatinga é marcada por uma grande instabilidade climática (Nimer, 1972), e que esta pode levar a possíveis alterações na oferta de abrigo e alimento para as espécies (Nimer, 1972; Dickman *et al.*, 1999; Gomes *et al.*, 2015), nossos resultados para a taxocenose da Fazenda Jerimum demonstram que suas espécies particionam não somente um eixo de nicho, como sugerido por Pianka (1973), mas três deles (eixo espacial, alimentar e morfométrico). Também vimos que os

fatores ecológicos atuais são mais fortes que os históricos, reforçando que os eventos catastróficos (*e.g.* longos períodos de estiagem e trovoadas) recorrentes na Caatinga podem modelar a estrutura das taxocenoses de lagartos nesta floresta tropical exclusivamente brasileira (Nimer, 1972; Chiang & Koutavas, 2004; Leal *et al.*, 2005).

Por fim, considerando o rápido avanço da destruição da Caatinga, exacerbado pelo desmatamento desenfreado e núcleos de desertificação cada vez maiores e mais disseminados, intensificar os estudos sobre a resiliência desse ecossistema é uma condição *sine qua non* para tornar o desenvolvimento sustentável uma possibilidade mais realista, melhorar as propostas de recuperação de áreas degradadas e gerar estratégias de conservação mais efetivas. Desta forma, nosso estudo sobre os efeitos da sucessão ecológica sobre os padrões de estruturação das taxocenoses de lagartos da Caatinga traz informações inéditas sobre como esses animais conseguem se manter frente a degradação e posterior recuperação do seu habitat. Nele, sugerimos que ambientes em estágios intermediários são importantes fontes de manutenção da diversidade de espécies. Além disso, verificamos na maioria dos casos que os níveis de organização espacial e alimentar das taxocenoses tendem a aumentar com o avanço da sucessão, o que demonstra a importância do tempo de regeneração no estabelecimento e equilíbrio das relações entre as espécies de lagartos (Uetz *et al.*, 1979; Lambeets *et al.*, 2008). Por fim, fatores ecológicos recentes novamente foram os principais responsáveis pelos padrões de organização e formação das taxocenoses analisadas uma sugestão que as espécies da Caatinga podem estar sendo forçadas a terem uma maior plasticidade na utilização dos recursos disponíveis frente a sua história evolutiva.

Referências Bibliográficas

Chiang, J.C.H. & A. Koutavas. 2004. Climate change: tropical flip-flop connections. *Nature*, 432: 684-685.

- Dickman, C.R., M. Letnic & P.S. Mahon. 1999. Population dynamics of two species of dragon lizards in arid Australia: the effects of rainfall. *Oecologia*, 119: 357-366.
- Gomes, F.F.A., F.L.S. Caldas, R.A. Santos, B.D. Silva, D.O. Santana, S.M. Rocha, A.S. Ferreira & R.G. Faria. 2015. Patterns of space, time and trophic resource use by *Tropidurus hispidus* and *T. semitaeniatus* in an area of Caatinga, northeastern Brazil. *Herpetological Journal*, 25: 27-39.
- Lambeets, K., M.L. Vandeghechuchte, J.P. Maelfait & D. Bonte. 2008. Understanding the impact of flooding on trait-displacements and shifts in assemblage structure of predatory arthropods on river banks. *Journal of Animal Ecology*, 77: 1162-1174.
- Leal, I.R., J.M.C. Silva, M. Tabarelli & T.E. Lacher Jr. 2005. Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. *Megadiversidade*, 1: 139-146.
- Nimer, E. 1972. Climatologia da região Nordeste do Brasil. Introdução à Climatologia Dinâmica. *Revista Brasileira de Geografia*, 34: 03-51.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.
- Rodrigues, M.T. 2005a. Conservação dos répteis brasileiros: os desafios para um país megadiverso. *Megadiversidade*, 1: 87-94.
- Rodrigues, M.T. 2005b. Herpetofauna da Caatinga. In: I.R. Leal, M. Tabarelli & J.M.C. Silva (eds.). *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universidade UFPE, Recife. Pp: 181-236.